

Interactions entre macrophytes et qualité de l'eau : le cas des isoétides et des exotiques dans les lacs aquitains

Résultats du projet « Amélioration de
l'évaluation de l'état écologique des lacs
aquitains - 2014 »

JUIN 2015

**Cristina RIBAUDO, Gwilherm JAN,
Vincent BERTRIN**

Centre de Bordeaux
50 Avenue de Verdun
33612 Cestas



Interactions entre macrophytes et qualité de l'eau : le cas des isoétides et des exotiques dans les lacs aquitains

Résultats du projet « Amélioration de l'évaluation de l'état écologique des lacs aquitains - 2014 » financé par l'Agence de l'Eau Adour-Garonne

Juin 2015

Cristina RIBAUDO, Gwilherm JAN, Vincent BERTRIN

UR Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux
Centre de Bordeaux
50 Avenue de Verdun
33612 Cestas

Personnes ayant participé à l'étude :
Cristina Ribaudó – Scientifique Ecologue
Gwilherm Jan – Technicien Hydrobiologiste
Vincent Bertrin – Scientifique Hydrobiologiste
Alain Dutartre – Scientifique Hydrobiologiste
Mélissa Eon – Technicienne Chimiste
Théo Huguet – Stagiaire M2
Greta Ducasse – Stagiaire M2
Gwenaél Abril – Scientifique Biogéochimiste (EPOC, Univ. Bordeaux)
Pierre Anschutz – Scientifique Biogéochimiste (EPOC, Univ. Bordeaux)

Les auteurs tiennent à remercier les collègues de l'équipe CARMA et du laboratoire EPOC qui ont fourni leur aide ponctuelle aux travaux de terrain et de laboratoire.

Sommaire

RESUME	5
1. CONTEXTE LOCAL ET OBJECTIFS	6
2. LES ISOETIDES	9
2.1. Etat de l'art et hypothèses	9
2.2. Etude du fonctionnement lacustre à l'aide des chambres benthiques	10
2.3. Résultats et discussion.....	12
3. LES HYDROPHYTES CAULESCENTES EXOTIQUES.....	17
3.1. Etat de l'art et hypothèses	17
3.2. Evolution des herbiers d'exotiques dans les lacs médocains (2011-2014)	18
3.2.1. Echosondage et prélèvement de biomasse	18
3.2.2. Résultats et discussion	20
3.3. Influence des herbiers d'exotiques sur la biogéochimie locale.....	25
3.3.1. Prélèvements jour/nuit et saisonniers.....	25
3.3.2. Résultats et discussion	28
3.4. Caractéristiques sédimentaires des endroits colonisés	34
4. DISCUSSION ET PERSPECTIVES	35
4.1. Les espèces patrimoniales	35
4.2. Les espèces exotiques.....	36
BIBLIOGRAPHIE	38

RESUME

Durant les dernières décennies, plusieurs études ont caractérisé les communautés de macrophytes des lacs aquitains (sud-ouest de la France). Parmi elles, les pelouses littorales amphibies à *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora*, présentent un fort intérêt en termes de valeur patrimoniale et de biodiversité. Ces lacs sont également le lieu de colonisations par des plantes exotiques à caractère envahissant, dont les hydrophytes caulescentes *Egeria densa* et *Lagarosiphon major*. La présence de ces deux types de communautés aux caractéristiques biologiques et écologiques relativement éloignées, engendre des conséquences divergentes dans l'évolution du niveau trophique des eaux et l'accumulation de matières organiques dans les lacs.

L'objectif principal des travaux présentés dans ce rapport est de mieux comprendre comment ces deux communautés végétales, isoétides et hydrophytes caulescentes, modifient l'environnement qu'elles colonisent, dans un contexte d'étude des processus d'eutrophisation des plans d'eau peu profonds et d'élaboration de leur gestion. Les travaux menés pendant la période 2013-2014 ont porté sur l'étude des flux de gaz et nutriments au sein d'herbiers de macrophytes, notamment le niveau d'oxygénation des eaux et les concentrations en carbone inorganique susceptibles d'être rejetées dans l'atmosphère sous forme de méthane. Le projet a consisté en des approches de modélisation et des méthodes expérimentales sur le terrain, appliquées à différentes échelles spatio-temporelles. Des incubations en chambres benthiques ont été conduites pour mesurer les flux de gaz et de nutriments ; des cycles de prélèvements de 24 heures ont été effectués dans les herbiers ; les données obtenues sur plusieurs stations ont été traitées statistiquement pour souligner des corrélations entre certains paramètres hydromorphologiques des lacs et la typologie des communautés végétales analysées.

Les données obtenues ont ainsi permis de répondre à un certain nombre d'hypothèses concernant le fonctionnement écologique de deux communautés des macrophytes dans le lac de Lacanau et dans le lac de Cazaux-Sanguinet. Dans les cas du biotope à isoétides, il s'agit d'un système autotrophe où la présence de ces plantes contribue de façon importante à l'oxygénation du sédiment, à l'oxydation du méthane et la fixation du carbone. C'est donc un argument de plus pour intensifier la conservation et la protection des milieux colonisés par ces plantes. Dans le cas du biotope à hydrophytes caulescentes, il s'agit d'un système très productif qui retient une grande quantité de carbone dans les biomasses végétales. En même temps, il s'agit d'un milieu où l'accumulation progressive de biomasse constitue un risque pour l'oxygénation des eaux et pour la mobilisation de nutriments dans la colonne d'eau. Cependant, les prospections effectuées dans les lacs médocains ont montré l'absence de progression et une faible dynamique des herbiers, ceux-ci restant confinés dans les secteurs particuliers des lacs, tels que les anses, criques et les secteurs aménagés par l'homme.

1. CONTEXTE LOCAL ET OBJECTIFS

La Directive Cadre Européenne sur l'Eau (DCE) 2000/60/EC requiert l'emploi d'indicateurs biologiques pour évaluer l'état écologique des plans d'eau : parmi eux figurent les macrophytes. L'utilisation de ces producteurs primaires comme bioindicateurs constitue un instrument pertinent pour l'évaluation et le diagnostic de l'état écologique des lacs, en lien notamment avec la caractérisation de leur niveau trophique. En effet, la distribution et la composition des communautés de macrophytes peuvent être utilisées comme des indicateurs sensibles aux variations des paramètres physiques et chimiques des biotopes sur le long-terme, réagissant graduellement aux changements des conditions trophiques de la colonne d'eau et du sédiment (Harlin 1995; Melzer 1999).

Les isoétides (dont *Lobelia dortmanna* et *Littorella uniflora*) sont censées être de bons indicateurs des changements environnementaux du bassin versant et des zones littorales des lacs car elles sont très sensibles à la sédimentation, à l'acidification et à l'eutrophisation. Elles sont en régression en Europe du fait de l'accroissement des impacts anthropiques (acidification et dégâts dus au tourisme) et de leurs effets sur la qualité des eaux (Murphy 2002 ; Clément & Aidoud 2009). L'anthropisation des zones humides, l'intensification des cultures et le pompage de l'eau depuis le 19^{ème} siècle n'a fait qu'accentuer les impacts négatifs sur l'état écologique des écosystèmes colonisés par les isoétides à l'échelle de l'Europe (Arts 2002). Les résultats des relevés floristiques effectués jusque-là (Vanden Berghen 1968 ; Dutartre et al. 1989 ; Dutartre et al. 1997 ; Bertrin et al. 2007 ; Clément & Aidoud 2009 ; Bertrin et al. 2013) démontrent qu'au moins deux des espèces d'isoétides constitutives des pelouses à littorelles, *L. dortmanna* et *L. uniflora*, sont assez fréquentes sur les rives du lac de Lacanau et de Cazaux-Sanguinet car leur biotope préférentiel, c'est-à-dire des fonds sableux peu profonds et aux pentes douces, est largement représenté. Les espèces qui composent les pelouses à isoétides, comprenant également les espèces endémiques Isoète de Bory (*Isoetes boryana*) et le faux cresson de Thore (*Caropsis verticillatinundata*), sont en forte régression dans les lacs (Dutartre 2007 ; Bertrin et al. 2013).

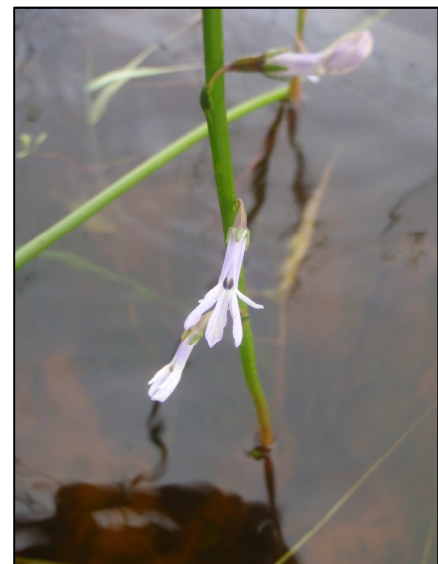
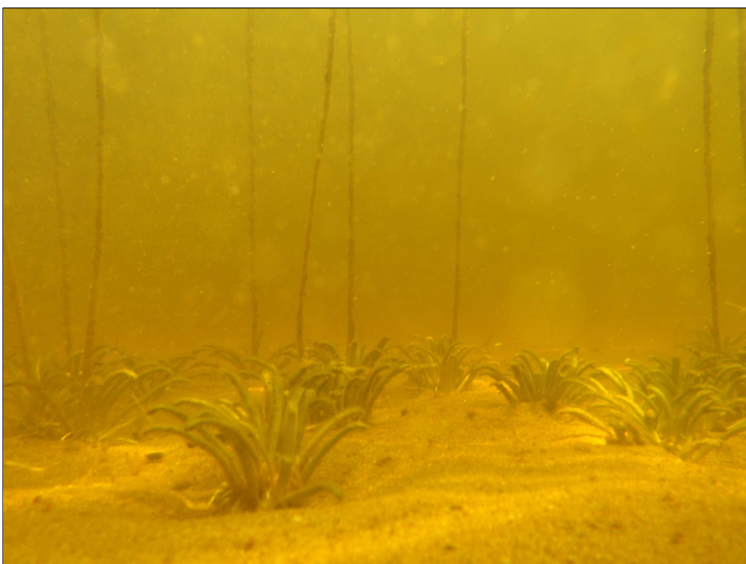


Figure 1. A gauche : vue subaquatique d'une pelouse à *Lobelia dortmanna*. A droite : les hampes qui se développent à partir du centre de la rosette de feuilles portent les fleurs au-dessus de la surface.

L'écologie de ces espèces est assez bien documentée (Lachavanne et al. 1992 ; Ciurli et al. 2009 ; Smolders et al. 2002 ; Sand-Jensen et al. 2005 ; 2008), cependant le faible nombre d'expérimentations menées in situ (beaucoup de publications traitent de travaux menés en mésocosmes) ne concernent que des lacs du nord de l'Europe aux conditions environnementales et aux usages difficilement comparables avec les lacs de la frange littorale aquitaine.

Depuis une trentaine d'années les lacs aquitains sont le lieu de colonisations par des hydrophytes caulescentes¹ exotiques, principalement *Egeria densa* et *Lagarosiphon major* de la famille des hydrocharitacées ; dans certains biotopes favorables à leur développement, la totalité de la colonne d'eau jusqu'en surface peut être occupée (Bertrin et al. 2012 ; Ribaud et al. 2014). Elles y forment alors des herbiers denses susceptibles d'entrer en compétition avec les hydrophytes indigènes, créer des difficultés dans la pratique de certains usages (navigation, pêche, etc.) et présenter des impacts physico-chimiques notables (Dutartre & Oyarzabal 1993 ; Spierenburg et al. 2009). Selon les informations disponibles, *Lagarosiphon major*, originaire d'Afrique du Sud et très appréciée en aquariophilie, a été introduit dans le lac de Cazaux-Sanguinet et observée pour la première fois à la fin des années 1960 (Dutartre et al. 1989). Il s'est ensuite largement dispersé dans les plans d'eau vers le sud du département des Landes et au nord du Bassin d'Arcachon. Sa profondeur maximale de colonisation connue est de l'ordre de 7 m dans le lac de Cazaux Sanguinet. *Egeria densa*, originaire d'Amérique du Sud, a été observé pour la première fois dans la région en 1993 (Dutartre 2002) ; sa profondeur maximale de colonisation connue est de 4,5 mètres dans le lac de Lacanau. Sa dynamique de colonisation est importante et elle colonise progressivement les plans d'eau de la région (Castagnos et al. 2001 ; Dutartre et al. 2014). Ces deux espèces exotiques envahissantes occupent des biotopes sensiblement similaires où il n'est pas rare de les voir cohabiter (Bertrin et al. 2012).



Figure 2. A gauche : tige de *Lagarosiphon major*. A droite : herbier submergé de *Egeria densa*.

¹ Plante pourvue d'une tige apparente, par opposition à acaule

Les travaux présentés ici sont complémentaires aux investigations menées sur les communautés de macrophytes des lacs aquitains par l'équipe CARMA depuis plus de deux décennies, notamment celles dédiées à la cartographie des différents taxons de plantes aquatiques et à l'évaluation de leur dynamique de colonisation. Dans l'étude présentée ici, l'hypothèse de départ est que les communautés d'isoétides colonisent préférentiellement les rives sableuses à pente douce exposées aux vents à l'est des lacs, alors que les communautés des caulescentes exotiques colonisent plutôt les secteurs protégés aux eaux calmes et aux sédiments fluides organiques du côté ouest des plans d'eau. Les premières analyses des corrélations entre les macrophytes et les conditions des biotopes physiques riverains sont actuellement approfondies dans le cadre d'une thèse au sein de l'équipe.

La présence de ces deux communautés d'hydrophytes et de deux types de substrat différents, couplée à une situation hydromorphologique contrastée, rend très intéressante l'investigation des cycles biochimiques dans les lacs aquitains. On peut supposer qu'il existe une zonation des flux de carbone et de l'oxygénation des eaux comme résultat des interactions entre les producteurs primaires et la composante hydrologique. La principale hypothèse de l'étude est que la modification de la flore macrophytique dans ces milieux, soit la régression des isoétides et la progression des exotiques, pourrait engendrer une dégradation de la qualité physico-chimique de l'eau, notamment au niveau de l'oxygénation et du rejet de carbone vers l'atmosphère sous forme de méthane. Pour cette raison, cette étude vise à caractériser l'influence des macrophytes sur leur milieu, afin de pouvoir mieux comprendre le fonctionnement des lacs et proposer d'éventuelles mesures de gestion.

2. LES ISOETIDES

2.1. Etat de l'art et hypothèses

La flore aquatique caractérisant les lacs non acidifiés oligotrophes est notamment dominée par les pelouses à isoétides, comme *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora* et *Isoetes lacustris* (Roelofs et al. 1984; Schuurkes et al. 1986; Arts 2002). Ces lacs sont présents en Europe de la Scandinavie au nord de la France, et à partir des Îles Britanniques jusqu' à la Pologne (Murphy, 2002). Cependant, la répartition géographique de cette communauté devrait être élargie à trois lacs du sud-ouest de la France qui abritent ces pelouses littorales (Carcans-Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet), et qui présentent les caractéristiques typiques de végétation et d'hydromorphologie des lacs à isoétides.

Dans les dernières décennies le déclin des isoétides a été reporté un peu partout en Europe (Farmer & Spence 1986; Schuurkes et al. 1986; Arts 2002), ce dernier étant attribué aux activités humaines de drainage, au contrôle des niveaux des eaux, à la construction de digues, et en général aux processus d'eutrophication et d'acidification. Dans les lacs aquitains, les pelouses à isoétides sont exposées à multiples menaces, notamment le piétinement, la perte d'habitat (notamment la coupe des roselières) ou encore l'ancrage des bateaux sur les rives (Clément & Aidoud 2009). La régulation des niveaux d'eau des lacs joue probablement un rôle important dans la dynamique de ces plantes. Un grand nombre d'espèces composant ces pelouses, dont certaines sont endémiques telles que *Isoetes boryana* et *Caropsis verticillatundata*, sont protégées aux niveaux national et international.

Les pelouses à isoétides fournissent des multiples services écosystémiques et sont fondamentales au maintien du bon fonctionnement et du bon état écologiques des plans d'eau. En général, la présence de ces macrophytes engendre des effets positifs sur l'oxygénation du sédiment, sur la rétention d'ammonium, et sur la rétention du fer et du phosphore dans la colonne d'eau (Caraco & Cole 2002 ; Sand-Jensen et al. 2005 ; Bolpagni et al. 2007 ; Yvon-Durocher et al. 2011 ; Ribaud et al. 2014). Ces petites plantes pérennes possèdent une capacité d'oxygénation du sédiment très élevée, dû à leur profond enracinement dans le sable (jusqu'à 20 cm de profondeur) (Sand-Jensen & Prah 1982 ; Roelofs et al. 1984). L'oxygénation confère la couleur claire au sédiment et favorise les processus bactériens dans la rétention des nutriments et de la matière organique (Wium-Andersen 1971 ; Søndergaard & Sand-Jensen 1979 ; Smolders et al. 2002 ; Racchetti et al. 2010). Entre autres, la présence des isoétides, et de leurs racines aux facultés oxydantes, pourraient avoir des effets importants de rétention envers le méthane (un des gaz à effet de serre qui contribue au réchauffement climatique) naturellement produit dans les couches plus profondes du sédiment (Boon & Sorrell 1991; Racchetti et al. 2010 ; Ribaud et al. 2011). Aussi, la communauté bactérienne présente sur le biofilm des feuilles des isoétides, ainsi que sur les characées que l'on retrouve souvent associées aux isoétides, pourrait avoir des effets positifs sur l'oxydation du méthane, et donc sur son transfert net vers l'atmosphère (Heilman & Carlton 2001 ; Yoshida et al. 2014). La température de l'eau étant relativement élevée durant de nombreux mois dans les lacs aquitains (>16°C d'Avril à Octobre ; Laplace-Treytore, com. pers.), on s'attend, sur les sites peu profonds, où typiquement les isoétides se développent, à constater que les activités d'oxydation du méthane perdurent longtemps au cours de l'année (Yvon-Durocher et al. 2011).

2.2. Etude du fonctionnement lacustre à l'aide des chambres benthiques

Pour tester les effets de la présence des isoétides sur les dynamiques de l'oxygène (O_2), du méthane (CH_4) et du carbone inorganique dissous (DIC, dont dioxyde de carbone, CO_2), des cycles d'incubation ont été effectués sur des pelouses à isoétides totalement immergées. Les incubations se font à l'aide des « chambres benthiques », c'est-à-dire en confinant la colonne d'eau et le sédiment végétalisé avec une cloche en plexiglas transparent pendant un temps connu. Pendant l'incubation, le microcosme à l'intérieur de la chambre (l'ensemble des plantes, bactéries, biofilm et phytoplancton) répond en fonction des conditions naturelles du milieu (lumière, température, chimie de l'eau). En effectuant des prélèvements dans la chambre au début et à la fin de l'incubation, il est donc possible de mesurer le fonctionnement du système et de rapporter les changements de la chimie de l'eau à la présence/absence des plantes dans chaque cloche. La mesure des dynamiques des gaz et des nutriments *in situ* à l'aide de chambres benthiques constitue une approche innovante pour les communautés d'isoétides, jusque-là uniquement étudiées en laboratoire en conditions contrôlées.

Dans cette étude, un total de 82 incubations a été effectué sur 8 sites entre Mai 2013 et Juillet 2014 sur les lacs de Lacanau et Cazaux-Sanguinet (Figure 3).

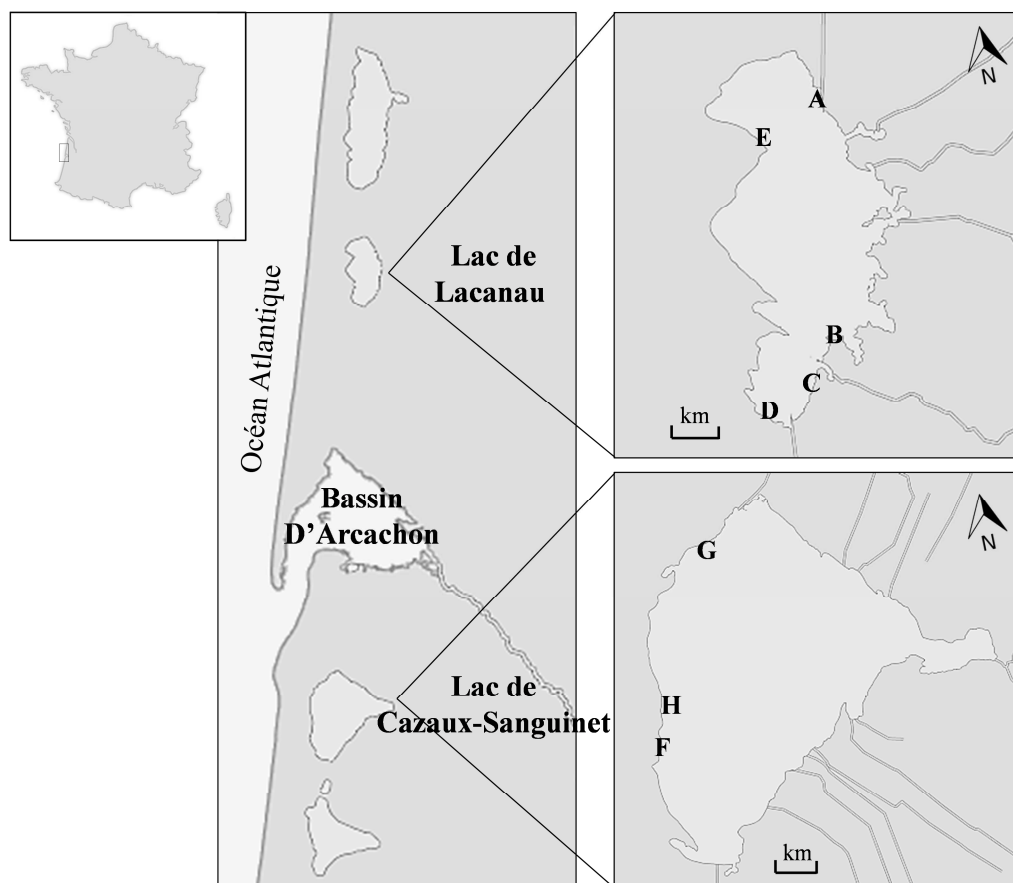


Figure 3. Sites d'étude pour tester les effets de la présence des isoétides sur les dynamiques de gaz (oxygène, carbone dissous et méthane) et nutriments (formes azotées et phosphatées) dans la colonne d'eau des lacs médocains.

Chaque cycle d'incubation se compose de 3 chambres installées sur sédiment végétalisé et 3 chambres sur le sol nu ; les incubations se font pendant le jour, au maximum du rayonnement solaire (entre 11h et 16h) et pendant la nuit (entre 23h et 04h). Les incubations sont effectuées aussi pendant la nuit, pour soustraire l'effet de la photosynthèse des producteurs primaires (Figure 4). Au terme du cycle d'incubation, des prélèvements des plantes sont également effectués pour l'analyse des traits morphologiques et pour déterminer la biomasse moyenne sur chaque site. Egalement, des carottes de sédiment sont prélevées sur chaque surface étudiée pour analyser le contenu de matière organique par la technique de perte au feu (PAF). Les échantillons aqueux et végétaux sont analysés en laboratoire dans les 48h suivant le prélèvement. Les échantillons aqueux sont analysés par polarimétrie, chromatographie à phase gazeuse et ionique (Ribaud et al. 2014).

Les résultats des incubations sont exprimés en terme de « flux benthiques », c'est-à-dire, la variation en concentration de chaque gaz dans la chambre est standardisée par rapport à la surface de sol étudiée et à la durée de l'incubation (par ex. : $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). On parle de flux positif quand le système benthique (plante + sédiment + biofilm) rejette un soluté du sédiment vers la colonne d'eau (par exemple, la photosynthèse génère un flux positif d'oxygène pendant le jour), et vice-versa quand le système benthique retient un soluté de la colonne d'eau (par exemple, la photosynthèse génère un flux négatif de carbone car les plantes l'assimilent pendant le jour).

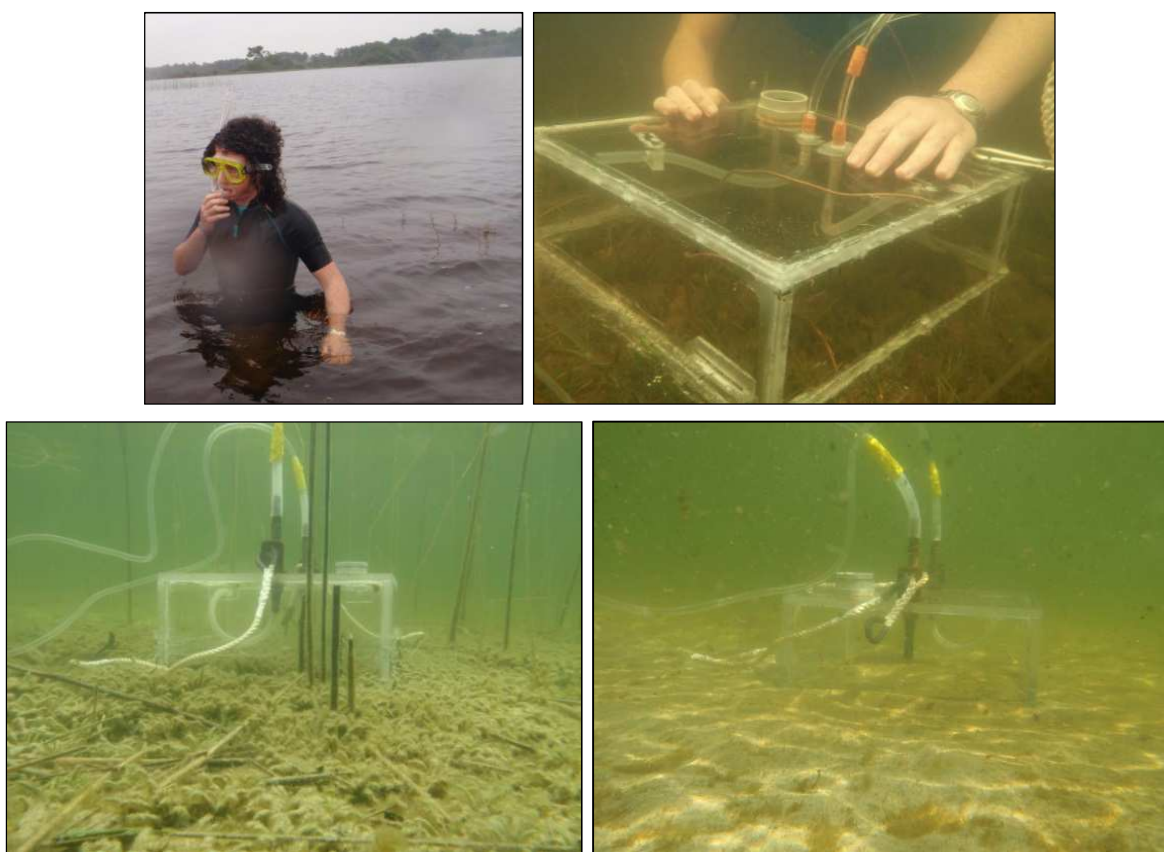


Figure 4 : En haut : Mise en place des chambres benthiques : l'installation se fait en apnée (juin 2013). En bas : Chambre benthique en cours d'utilisation sur substrat végétalisé (à gauche) et sur sol nu (à droite). Les isoétides sont souvent recouvertes par une couche épaisse de biofilm, qui abrite des microalgues, des bactéries, des champignons, des microinvertébrés. Le sol nu, constitué essentiellement par du sable, est souvent recouvert par une couche de microalgues.

2.3. Résultats et discussion

Cette étude confirme que les milieux colonisés par les isoétides sont généralement peu profonds (<1.5 m) et agités par l'action des vagues (Bertrin et al. 2012). Probablement dû à cela, l'accumulation de matière organique dans le sédiment est très faible (Tableau 1). Les fonds sont sableux, très clairs et présentant parfois des concrétions de fer et sable (*alios*).

La communauté d'isoétides considérée dans cette étude était principalement constituée par *Lobelia dortmanna* (présent sur tous les sites) et *Littorella uniflora* (parfois absent), présentes à différentes densités (Tableau 1). Des characées (principalement *Chara fragifera* et *Nitella confervacea*) étaient très souvent présentes dans les pelouses, ainsi que *Juncus bulbosus* et *Baldellia ranunculoides*. Les characées constituaient souvent une grande fraction de la biomasse totale, avec des valeurs comprises entre 7.4 ± 4.3 et 19.2 ± 12.0 gPS m⁻².

Tableau 1. Caractéristiques des sites colonisés par les isoétides dans les lacs étudiés (Sol nu ; Sol végétalisé). La profondeur ainsi que la teneur en matière organique (MO, mesurée par la technique de la perte au feu, PAF) sont indiquées. La densité des plantes est divisée par espèce : LD (*L. dortmanna*), LU (*L. uniflora*), BR (*B. ranunculoides*), JB (*J. bulbosus*). La biomasse totale des plantes est exprimée en termes de poids sec (PS) ; la proportion de surface non végétalisée dans les pelouses est reportée en pourcentage.

Lac	Site	Profondeur cm		MO % PAF		Biomasse gPS m ⁻²	Densité des plantes pieds m ⁻²				Sol nu %
		Nu	Vég.	Nu	Vég.		LD	LU	BR	JB	
Lacanaud	A	60±6	50±7	0.8±0.0	0.7±0.1	106.7±57.9	72-146	120-2112	0	0	10-30
	B	52±7	45±8	1.1±0.7	1.1±0.9	136.7±25.0	75-100	252-3778	50-89	0	10-40
	C	50±13	31±7	0.9±0.4	0.9±0.3	157.6±57.3	167-189	111-1503	0	44-111	30-50
	D	85±16	45±12	0.4±0.2	2.6±0.4	83.2±57.0	33-40	667-1800	0	78-322	20-40
	E	69±7	52±6	0.4±0.3	0.3±0.0	53.6±16.7	67-178	0	0	0	5-40
Cazaux-Sanguinet	F	50±3	55±4	0.3±0.0	0.4±0.1	47.5±16.7	133-256	0-172	0-100	0	10-60
	G	68±12	54±8	0.2±0.0	0.3±0.0	72.8±13.9	256-589	0	0	0	10-50
	H	66±8	42±5	0.2±0.0	0.5±0.1	50.1±31.0	144-556	0	0	0	10-80

A partir des observations obtenues dans cette étude, il est possible de constater des tendances de distribution en fonction de l'enrichissement organique du sédiment (Figure 5) : en particulier, il semble que la présence et l'abondance de *Lobelia dortmanna* et des characées diminuent dans les sites les plus organiques. Ici, les activités de respiration bactériennes sont généralement plus élevées et consomment plus d'oxygène. Les racines des plantes doivent donc faire face à une requête croissante d'oxygène, que certaines plantes ne supportent pas. On peut supposer qu'une sensibilité à l'enrichissement organique est accrue chez *Lobelia dortmanna* par rapport à *Juncus bulbosus*, qui semble par contre être stimulé dans ces conditions. Cette différence pourrait être due à des traits morphologiques différents, et en particulier à la quantité de biomasse répartie entre les racines et les feuilles (Tableau 2).

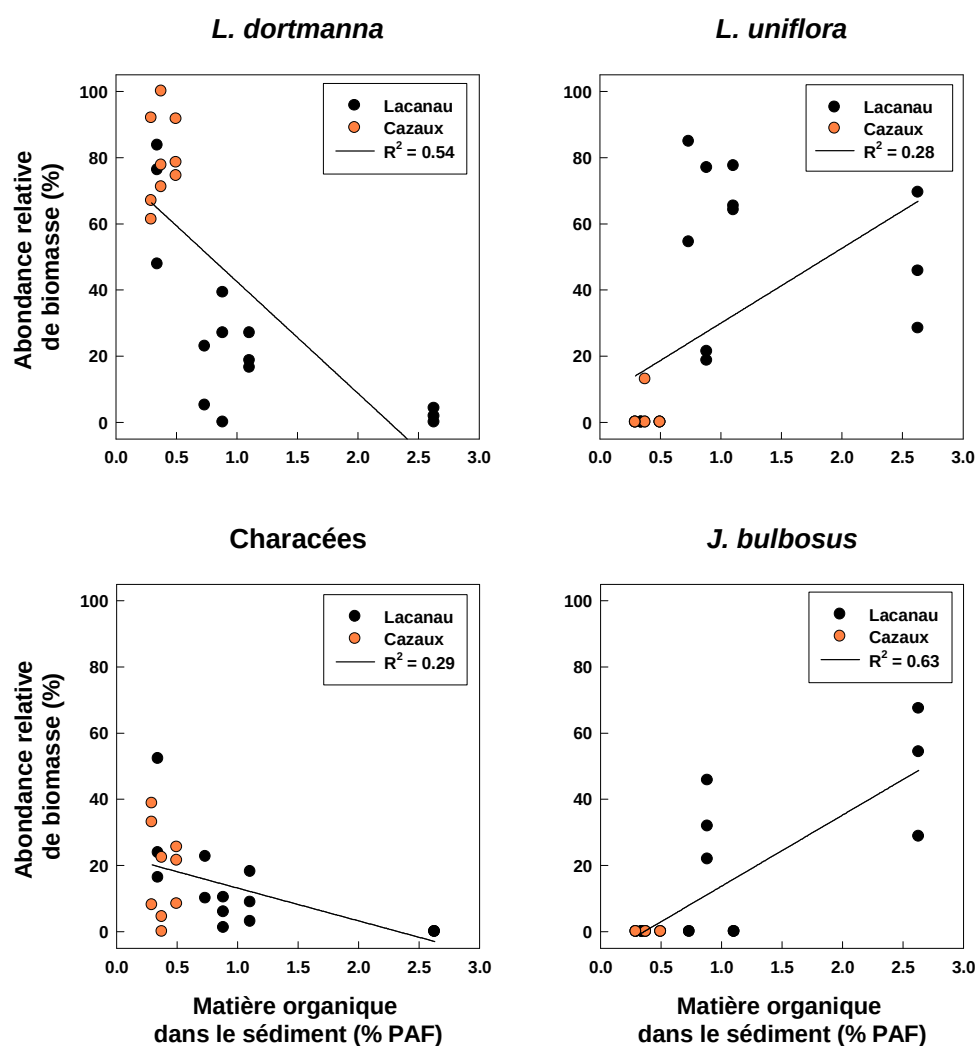


Figure 5. Abondance relative des différentes espèces par rapport à la biomasse totale mesurée sur chaque surface étudiée, en fonction de la quantité de matière organique dans le sédiment. Les relations reportées dans les graphes sont statistiquement significatives ($p < 0.01$).

Tableau 2. Traits morphologiques des hydrophytes prélevées dans les pelouses à isoétides. Le rapport racines:feuilles exprime la proportion de biomasse répartie en racines par rapport à celle répartie en feuilles.

Hydrophyte	Nombre de feuilles	Longueur max feuille	Nombre de racines	Longueur max racine	Biomasse pied	Racines : Feuilles
	Feuilles pied ⁻¹	mm	Racines pied ⁻¹	mm	mgPS pied ⁻¹	rapport
	moy±ET	moy±ET	moy±ET	moy±ET	moy±ET	moy±ET
<i>Lobelia dortmanna</i>	17±6	44.4±11.4	51±18	95.1±16.1	226.3±148.0	1.3±0.5
<i>Littorella uniflora</i>	5±2	48.8±10.4	11±2	84.3±17.7	63.1±30.9	1.4±0.5
<i>Baldellia ranunculoides</i>	6±2	34.9±9.4	18±8	58.1±22.4	15.4±0.4	1.9±0.8
<i>Juncus bulbosus</i>		174.1±31.9		134.1±25.0	177.2±82.2	0.7±0.5

Pour ce qui concerne la chimie de l'eau des sites étudiés, les eaux sont très oxygénées et présentent des concentrations faibles en azote et phosphore ; la pénétrabilité de la lumière au fond est très bonne pendant les incubations. Le milieu est généralement non-acide (pH neutre pendant le jour comme pendant la nuit) et la conductivité assez faible, surtout dans le lac de Cazaux-Sanguinet. Les concentrations en méthane ainsi qu'en ammonium dans l'eau sont très faibles par rapport à celles reportées dans d'autres études concernant des lacs peu profonds (Bolpagni et al. 2007 ; Ribaud et al. 2012 ; Natchimuthu et al. 2014) (Tableau 3).

Les résultats des incubations effectuées sur les isoétides ont montré que ces pelouses constituent un système autotrophe, c'est-à-dire un système où les macrophytes, sur une base journalière, assimilent le carbone de la colonne d'eau et le séquestrent en biomasse (flux journaliers négatifs). Cette assimilation de carbone est parallèle à un rejet important d'oxygène dans la colonne d'eau et dans le sédiment (flux journaliers généralement positifs) : en fait, la quantité d'oxygène qui est rejetée dans l'eau est mineure, d'un point de vue stœchiométrique, par rapport au carbone fixé par les feuilles (Figure 6). Il est très probable donc qu'une grande fraction de l'oxygène produit par les plantes soit transférée au sédiment à travers les racines, comme déjà reporté dans plusieurs études effectuées en laboratoire (Sand-Jensen & Prah 1982 ; Pinardi et al. 2009 ; Sand-Jensen et al. 2005). Le résultat principal de ce transfert d'oxygène au sédiment est visiblement le contrôle des émissions de méthane (flux négatifs ou égal à zéro sur les pelouses) (Figure 7) par rapport au sédiment non végétalisé qui rejette du méthane dans l'eau. Pour ce qui concerne l'azote inorganique, nos incubations n'ont pas mis en évidence des différences significatives dans l'assimilation par les plantes. Il est évident que les microalgues présentes dans le biofilm sur le sable non végétalisé contribuent aussi à la fixation de l'azote dans la couche superficielle du sédiment. Cependant, il est très probable que la présence des racines des plantes contribue davantage aux dynamiques de l'azote d'une façon plus complexe, notamment sur les processus couplés de nitrification-dénitrification, qui n'ont pas pu être quantifiés dans cette étude (Schuurkes et al. 1986 ; Pinardi et al. 2009).

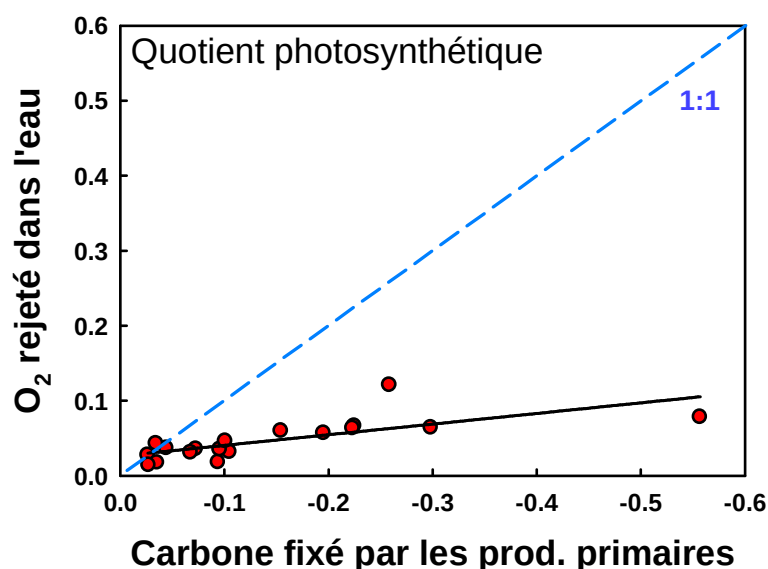


Figure 6 : Le quotient photosynthétique exprime le rapport entre carbone fixé et oxygène produit par les producteurs primaires. Ce rapport devrait être idéalement égal à 1. Cependant, dans les macrophytes enracinés comme les isoétides, le transport d'oxygène aux sédiments peut significativement altérer ce rapport, car la mesure effectuée en surface du sédiment est faussée par la quantité d'oxygène transportée au sédiment et que l'on ne peut pas mesurer. Dans notre cas cet éloignement du 1 :1 est particulièrement évident.

Tableau 3. Caractéristiques physico-chimiques de la colonne d'eau des sites étudiés pendant les incubations. Le rayonnement solaire a été mesuré au fond de la colonne d'eau pour évaluer le degré de lumière reçue par les plantes. Toutes les valeurs sont reportées en moyenne et écart type, et représentent les conditions initiales auxquelles ont été effectuées les incubations.

Lac	Date	Site	Condition	Rayonnement solaire au fond $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Température $^{\circ}\text{C}$	pH unités pH	Cond. $\mu\text{S cm}^{-1}$	O ₂ mM	CO ₂ mM	CH ₄ μM	NO ₃ ⁻ μM	NH ₄ ⁺ μM
Lacanau	22/05/2013	A	Jour	998±191	17.3±0.1	7.2±0.1	247±1	0.32±0.00	0.07±0.01	0.27±0.04	76.9±0.8	5.9±3.1
			Nuit									
	17/06/2013	B	Jour	285±113	22.1±0.2	7.3±0.0	237±2	0.25±0.00	0.04±0.00	0.50±0.07	62.2±16.9	5.0±0.7
			Nuit									
	01-02/07/2013	C	Jour	1002±279	24.4±1.0	7.4±0.1	234±1	0.27±0.02	0.04±0.01	0.21±0.03	8.2±0.6	6.1±2.0
			Nuit		23.1±0.6	7.5±0.1	239±3	0.26±0.01	0.04±0.00	0.41±0.02	31.0±4.9	2.5±1.7
	22-23/07/2013	D	Jour	1490±122	30.2±1.0	7.8±0.1	255±1	0.25±0.01	0.02±0.01	1.35±0.56	19.6±4.7	1.6±1.1
			Nuit		27.4±0.3	7.6±0.1	257±1	0.24±0.01	0.03±0.00	0.84±0.46	23.2±2.3	0.7±0.3
	23-24/09/2013	E	Jour	296±209	21.2±0.4	7.7±0.1	259±1	0.29±0.00	0.03±0.01	0.93±0.62	1.8±0.7	1.2±0.1
			Nuit		20.7±0.1	7.7±0.1	259±0	0.28±0.01	0.02±0.01	0.72±0.46	2.1±1.1	1.2±0.2
Cazaux-Sanguinet	02-03/06/2014	F	Jour	1481±378	22.0±0.3	7.4±0.3	191±4	0.27±0.01	0.03±0.02	0.23±0.09	<0.1	<0.1
			Nuit		18.5±0.2	7.7±0.1	191±1	0.27±0.01	0.02±0.01	0.09±0.03	<0.1	<0.1
	29-30/06/2014	G	Jour	723±276	23.2±0.5	7.6±0.1	190±1	0.25±0.00	0.02±0.01	0.27±0.20	29.0±2.0	<0.1
			Nuit		21.9±0.3	7.5±0.1	194±1	0.24±0.01	0.03±0.01	0.23±0.10	24.5±1.7	<0.1
	21-22/07/2014	H	Jour	1539±452	24.8±0.8	7.1±0.1	193±1	0.24±0.01	0.07±0.01	1.10±0.37	12.1±2.3	0.2±0.2
			Nuit		22.5±0.9	7.3±0.3	195±1	0.23±0.01	0.06±0.04	0.63±0.30	15.8±2.6	0.7±0.3

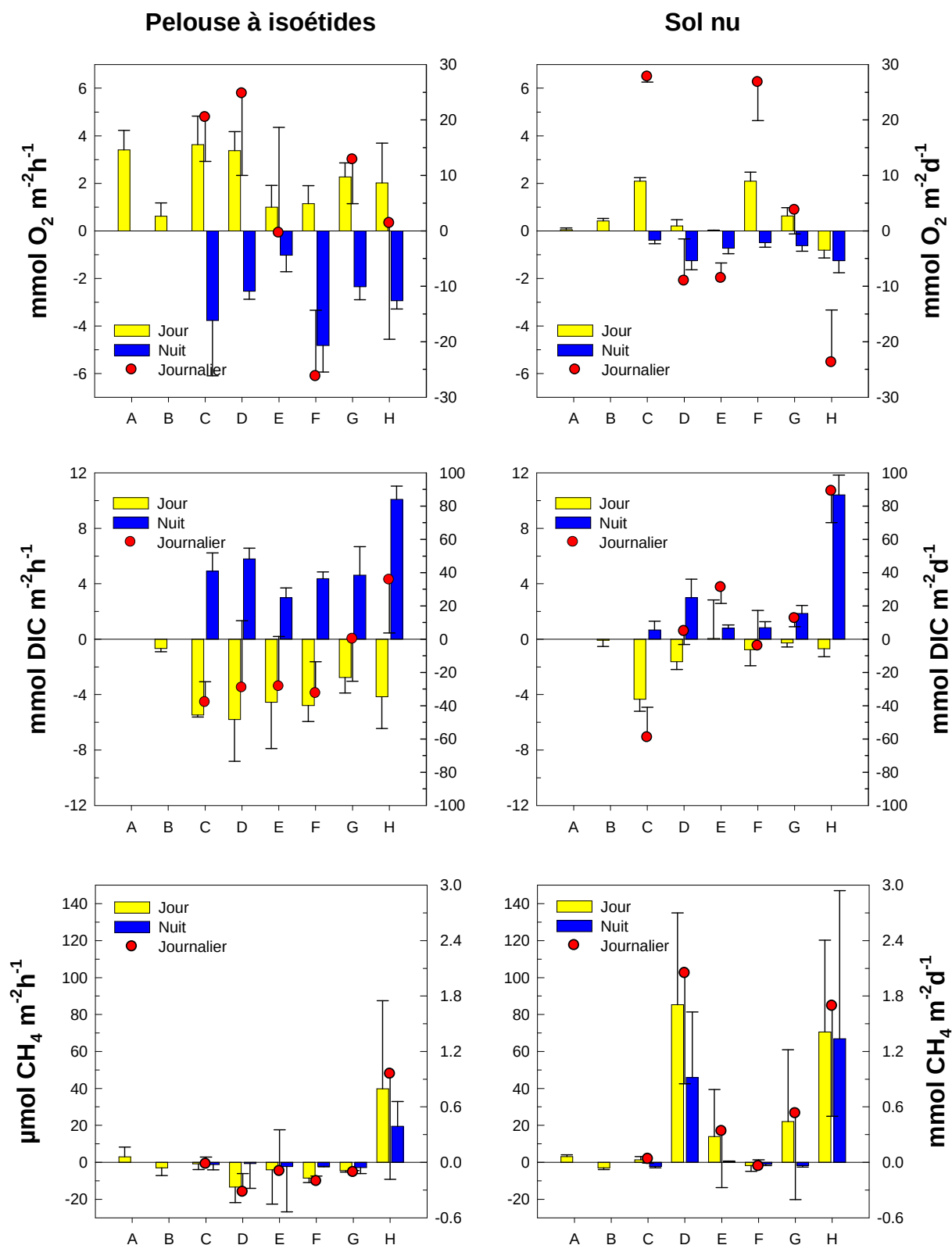


Figure 7 : Les résultats des incubations effectuées sur les isoétides (à gauche) et sur le sol non-végétalisé (à droite). En haut, les flux diurnes (barres jaunes), nocturnes (barres bleues) et journaliers (points rouges) d'oxygène dissous sont reportés. Au milieu, les flux de carbone inorganique dissous sont reportés ; en bas, les flux de méthane sont reportés. Chaque barre exprime la moyenne de 3 incubations ; les flux journaliers expriment la somme des flux jour + nuit, standardisée par les heures de jour/nuite de chaque période d'échantillonnage.

3. LES HYDROPHYTES CAULESCENTES EXOTIQUES

3.1. Etat de l'art et hypothèses

Des études récentes effectuées par l'équipe CARMA montrent qu'un grand nombre de lacs et étangs aquitains sont colonisés par *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* (ce dernier est absent à notre connaissance dans le lac de Carcans-Hourtin). Les deux espèces appartiennent à la famille des hydrocharitacées, famille de plantes aquatiques submergées, caractérisées par des longues tiges, et des feuilles produites en spires ou verticillées à différents points le long de la tige. Elles présentent de forts taux de croissance, qui leur permet d'être avantagées sur d'autres hydrophytes envahissantes (Martin & Coetzee, 2014), grâce à des racines adventives au niveau des nœuds, qui leur permet une multiplication végétative très importante (Figure 8).

Egeria densa est originaire du Brésil, répandue en aquariophilie et fut importée en France depuis les années 1920 et a été observée dans les milieux naturels depuis 1960 et dans la région à partir des années 1990. Elle présente un caractère invasif notable de la Bretagne aux Landes (Bertrin et al. 2007), un fort pouvoir de multiplication végétative (Dutartre et al. 1997) et faisant partie des espèces « sélectionnées par l'adversité », elle peut survivre aux périodes de conditions défavorables et exploiter de courtes périodes favorables pour atteindre une croissance rapide (Feijoó et al. 1996). *Lagarosiphon major* est originaire d'Afrique du Sud, utilisé en aquariophilie et présent dans les étangs depuis le milieu du XXème siècle mais seuls les pieds femelles ont été importés en France, ainsi, sa multiplication est végétative, tout comme *Egeria densa*. Les herbiers peuvent être très denses et les biomasses très élevées ; il présente un caractère invasif notable dans le Sud-Ouest (Muller 1997).



Figure 8 : Faucardage et retrait des hydrocharitacées dans le port de Lacanau (25 juin 2014).

Ces communautés d'espèces exotiques introduites à caractère envahissant participent à l'évolution du niveau trophique des eaux par la production de grandes quantités de biomasse dans les lacs et font l'objet d'études et de suivis depuis de nombreuses années (Dutartre et Capdevielle 1982 ; Dutartre & Oyarzabal 1993 ; Dutartre 2004 ; Bertrin et al. 2013 ; Ribaud et al. 2014). En effet, les hydrophytes ont un rôle de producteurs primaires qui produisent de

l'oxygène dissous et participent à l'accumulation de la matière organique (Pieczyńska 1993). Elles peuvent également jouer un rôle dans l'alimentation de plusieurs espèces de poissons, ainsi que support de ponte. *Egeria densa* agirait en fait à la fois comme un refuge, une zone d'alimentation (Mazzeo et al. 2003) et un support pour le dépôt d'œufs (Camargo et al. 2006). Des observations montrent également que des diatomées filamenteuses du genre *Melosira* peuvent être particulièrement abondantes sur des herbiers d'*Egeria densa* (Dutartre et al., 1997). Aussi, on a observé, à la fin de l'été, des algues filamenteuses pouvant se développer à la surface des herbiers d'hydrophytes durant leur sénescence. La photosynthèse de ces épiphytes serait potentiellement favorisée par les nutriments issus de la sénescence des macrophytes et par la diffusion des nutriments remontant des sédiments (Barko et al. 1988). Néanmoins, les modifications physico-chimiques des biotopes aquatiques liées à la biomasse de macrophytes sont susceptibles d'impacter la flore et la faune. Les modifications des conditions du milieu observées par le développement des macrophytes (lumière, température, oxygène, fonctionnement hydrologique) peuvent être à l'origine de réduction de la production planctonique, de perturbations de la faune et des autres plantes (Haury et al. 2010). Par exemple, les sites où la végétation est dominée par *Egeria densa* présentent un faible nombre de graines issues d'un faible nombre d'espèces comparés aux sites colonisés par la végétation indigène (De Winton & Clayton 1996). De plus, la présence d'herbiers denses peut engendrer des modifications importantes des variations journalières de pH (Barko et al. 1988 ; Raspopov et al. 2002) et, durant certaines périodes, notamment la désoxygénation des eaux en milieux stagnants (Dutartre 2004). En effet, si la biomasse des macrophytes fournit de l'énergie à l'intérieur de chaînes trophiques, lors de sa décomposition végétale, cette biomasse accumulée est très consommatrice d'oxygène et provoque un déficit permanent en oxygène (sous-saturation ou hypoxie) (Carvalho et al. 2005). Les respirations bactériennes en milieu hypoxique pourraient favoriser la production d'ammonium, ce qui pourrait stimuler la croissance des microalgues toxiques en colonne d'eau ; également, des conditions de sous-oxygénation de la colonne d'eau et du sédiment peuvent favoriser la production de méthane.

3.2. Evolution des herbiers d'exotiques dans les lacs médocains (2011-2014)

3.2.1. Echosondage et prélèvement de biomasse

La première étape de notre étude sur les hydrophytes exotiques a prévu une évaluation de l'évolution de leur colonisation à court terme. Nous disposons des relevés effectués en 2011 sur Lacanau et Carcans-Hourtin par notre équipe (Bertrin et al. 2012), qui avaient déjà permis de savoir que les herbiers les plus denses se situent dans les anses à l'abri du vent, dans les ports et les chenaux de navigation, là où les passages des bateaux favorisent le transport et l'enracinement des boutures des plantes. Il était donc intéressant d'actualiser l'état des colonisations végétales en 2014 tout en ajoutant une information pertinente, absente lors des précédents relevés, relative à la quantité de biomasse de plantes présente dans les herbiers situés dans les zones profondes des lacs.

La méthodologie utilisée ici est identique à celle utilisée dans les études précédentes (Bertrin et al. 2012). L'évaluation de l'état de colonisation des hydrophytes exotiques est réalisée grâce à un combiné échosondeur/GPS embarqué sur un bateau à moteur (Figure 9), à travers deux phases : une prospection de terrain en navigant le long de profils perpendiculaires aux rives, puis une lecture et une interprétation au bureau des enregistrements de la topographie des

fonds. Sur le terrain, il est déjà possible d'identifier sur le moniteur la présence/absence de plantes aquatiques, leur densité ainsi que leur hauteur. Des vérifications ponctuelles sont faites à l'aide d'un râteau pour confirmer la détermination des taxons observés sur l'écran. Puis au bureau, les relevés de hauteur de plantes et les coordonnées GPS des transects effectués avec le combiné ont permis, grâce à des logiciels informatiques, de réaliser des cartes de répartition des herbiers.

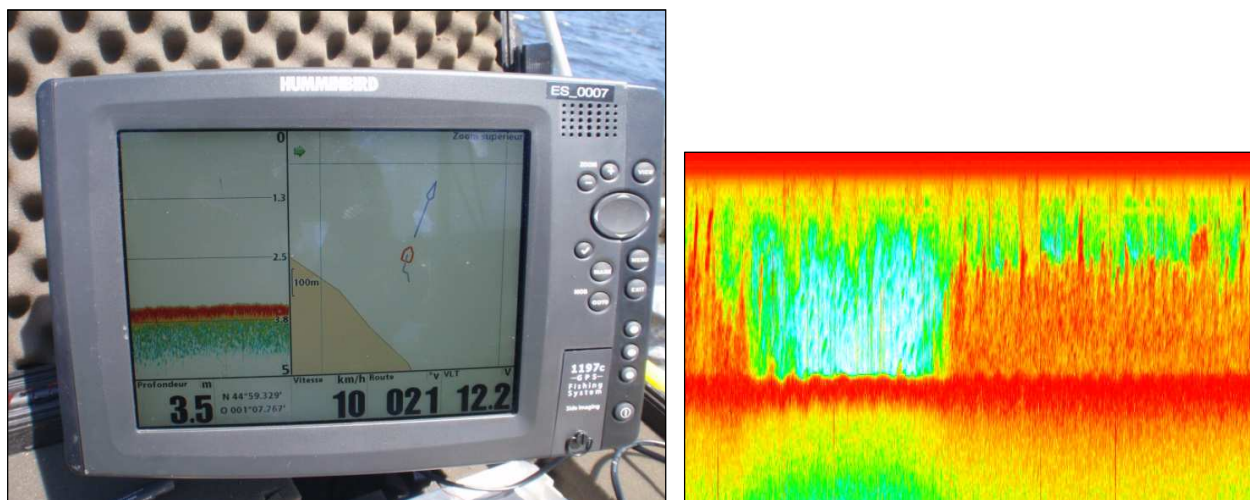


Figure 9 : A gauche : Le combiné Echosondeur/GPS Humminbird utilisé dans les prospections du fond des lacs médocains. Sur l'écran, il est possible de visualiser le trajet du bateau ainsi que le profil du fond. A droite : profil du fond vu sur l'écran. L'échosondeur possède une sonde qui envoie une vague d'ultrasons dirigée vers le bas. Ceux-ci sont réfléchis sur les obstacles présents à la verticale du bateau ou sur le fond et sont renvoyés ensuite en partie vers la sonde. Il est ainsi possible relever la présence/absence des plantes et leur hauteur.

Couplés aux enregistrements de hauteurs de plantes sur un transect, des prélèvements de biomasses sont réalisés. Pour mesurer les biomasses, on effectue le prélèvement de plantes à l'aide d'un râteau (sur une surface de 0,28 m², Figure 10). Au laboratoire, des mesures morphométriques sont effectuées sur les plantes (longueur tiges, densité des pieds, biomasse totale). Des échantillons de sédiments sont également prélevés en triplicats (40 ml × 3) à l'aide d'une benne à sédiments (Figure 11) depuis le bateau. La teneur en matière organique dans les échantillons de sédiments prélevés est déterminée au laboratoire par incinération, par la méthode de perte au feu (PAF).

En 2011, la surface prospectée sur le lac de Lacanau était de 14.5 km² et celle prospectée sur le lac de Carcans-Hourtin de 38 km². La décision de ne pas prospecter les zones les plus profondes des lacs avait été arrêtée d'après les connaissances de la physiologie de ces plantes, qui ne forment pas d'herbiers denses au-dessous de 6 m de profondeur. En 2014, la surface entière des lacs a été prospectée, ce qui nous a permis de vérifier que le choix fait en 2011 était correct et qu'aucun herbier dense d'hydrocharitacées ne se développait au centre des deux lacs.



Figure 10 : Prélèvements de plantes au râteau sur le lac de Lacanau pour les mesures de biomasse (juin 2014).



Figure 11 : Benne à sédiments lors de prélèvements sur le lac de Carcans-Hourtin (juillet 2014).

3.2.2. Résultats et discussion

Cette étude montre qu'il n'y a aucune évolution importante des herbiers denses d'exotiques, ni à Lacanau, ni à Carcans-Hourtin, dans la période 2011-2014. En particulier, sur le lac de Lacanau, on retrouve des surfaces colonisées légèrement plus faibles en 2014 qu'en 2011, tandis que sur le lac de Carcans-Hourtin les surfaces colonisées restent stables (Tableau 4).

Il est intéressant de préciser qu'*Egeria densa* semble avoir tendance à occuper l'espace précédemment colonisé par *Lagarosiphon major* et à le remplacer. En général, on remarque une forte diminution des surfaces où les deux espèces sont présentes simultanément. La figure 12 présente la répartition des deux espèces d'hydrophytes exotiques en 2011 et en 2014 sur le lac de Lacanau. En 2011, on retrouve 3.2 km² de surfaces colonisées par *Lagarosiphon major*, contre 1.5 km² en 2014. *Egeria densa* se retrouve sur 2.7 km² en 2011 et 1.1 km² en 2014. Les

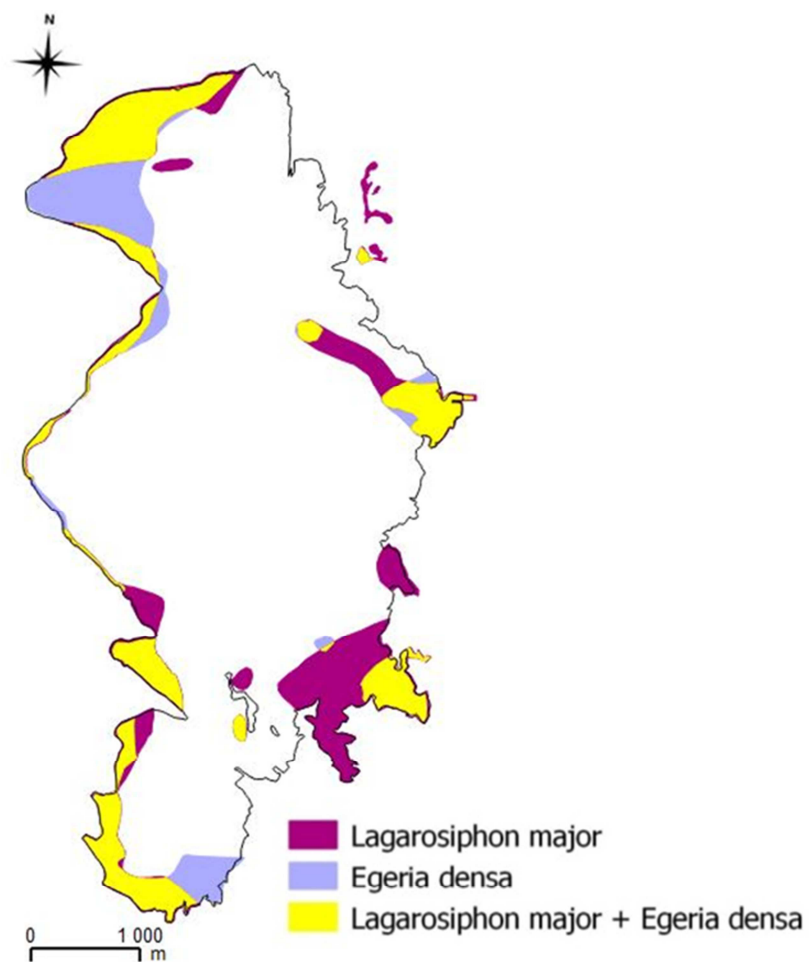
surfaces où l'on retrouve les deux espèces en même temps sont de 1.7 km² en 2011 et de 0.2 km² en 2014.

Tableau 4. Estimation des surfaces totales colonisées par les espèces *E. densa* et *L. major*, dans les lacs médocains en 2011 et 2014. En plus des herbiers denses, les zones où les plantes sont présentes en faible densité (quelques pieds ou touffes isolées) sont aussi reportés.

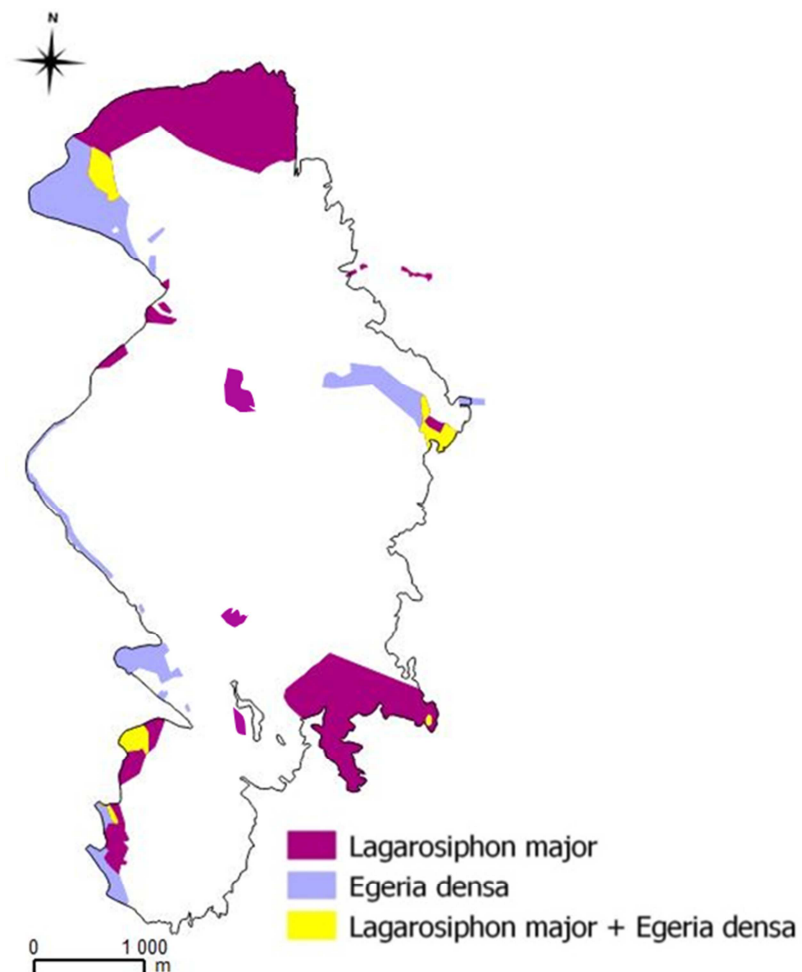
Lac	Lacanau		Carcans-Hourtin	
Année	2011	2014	2011	2014
Surface prospectée	14.5 km ²	18 km ²	38 km ²	56 km ²
Surface à faible densité	1.1 km ²	1.3 km ²	0.9 km ²	1 km ²
Surface herbiers denses	2.9 km ²	1.4 km ²	0.8 km ²	0.8 km ²

La figure 13 représente les abondances et les biomasses des deux espèces en 2011 et en 2014 sur le lac de Lacanau. En 2011, des classes d'abondance de plantes ont été données au bureau sur la base d'une interprétation de l'image des fonds enregistrée à l'aide du combiné échosondeur/GPS (Bertrin et al. 2012). En 2014, les mesures de biomasse ont servi de base pour quantifier l'abondance des plantes. Même si nous ne pouvons comparer directement les abondances relevées en 2011 et les biomasses mesurées en 2014, on peut affirmer en observant leur répartition que les herbiers denses entre ces deux années ne se sont pas étendus. Ces herbiers sont principalement situés dans les anses, au nord-ouest et au sud-ouest du lac, ainsi que dans le port de Lacanau, à l'est du lac. On observe une disparition dans les zones possédant quelques pieds de plantes au nord et au sud du lac, de même que la forte régression des herbiers situés sur la rive est du lac.

A Carcans-Hourtin, l'espèce *Egeria densa* n'est pas présente ; dans ce lac, un grand herbier de *L. major* a disparu du nord-ouest, alors qu'un autre est apparu dans une anse située au sud-ouest (Figure 14). En 2011, sur le lac de Carcans-Hourtin, *Lagarosiphon major* se retrouve sur 1.6 km² en 2011 et sur 1.5 km² en 2014.



2011



2014

Figure 12 : Lac de Lacanau : répartition des deux espèces *L. major* et *E. densa* en 2011 et en 2014. Les zones en jaune, où les deux espèces étaient présentes simultanément en 2011, ont sensiblement régressé en 2014. Dans l'ensemble la surface totale occupée par les deux hydrophytes a légèrement diminué.

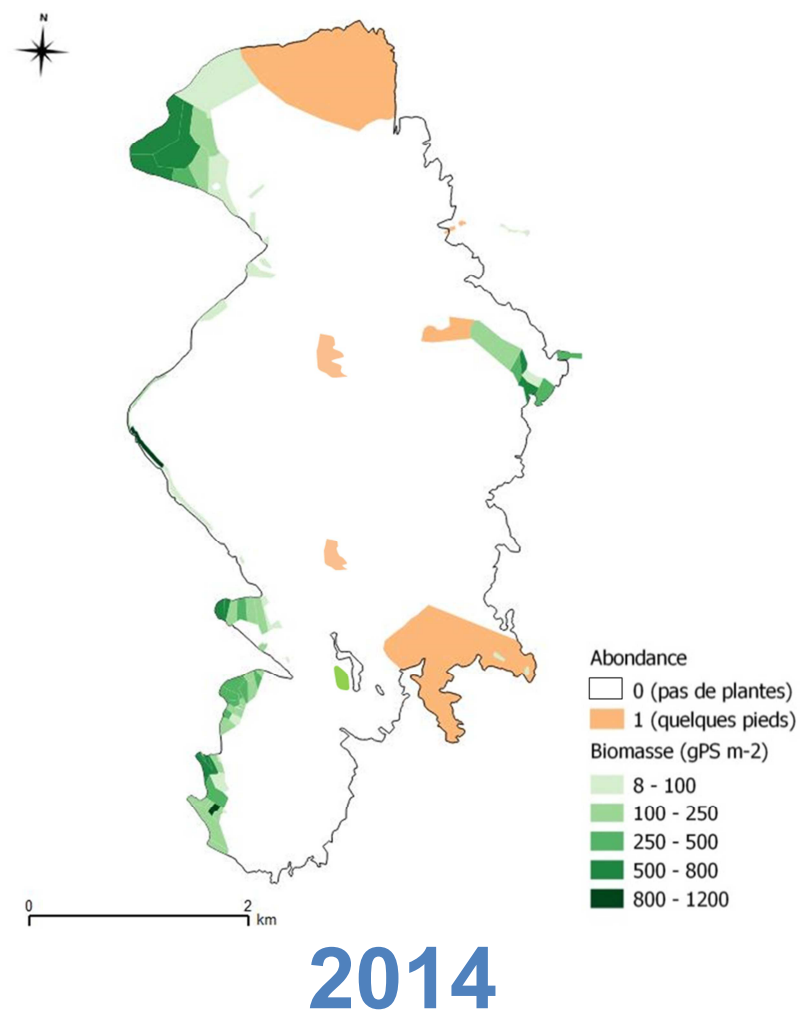
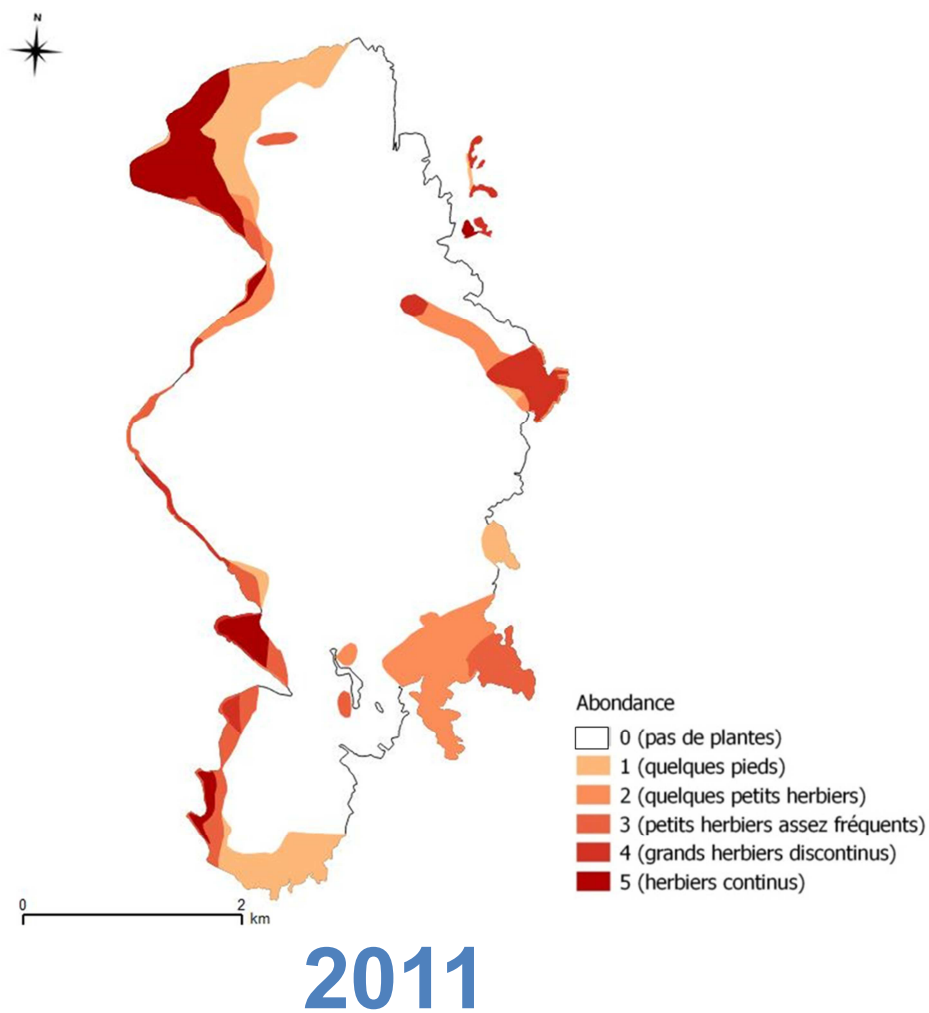


Figure 13 : Lac de Lacanau : abondance et biomasse totale des hydrophytes caulescentes exotiques en 2011 et en 2014. Même si nous ne pouvons comparer les abondances relevées en 2011 et les biomasses mesurées en 2014, on peut affirmer en observant leur répartition que les herbiers denses entre ces deux années ne se sont pas étendus.

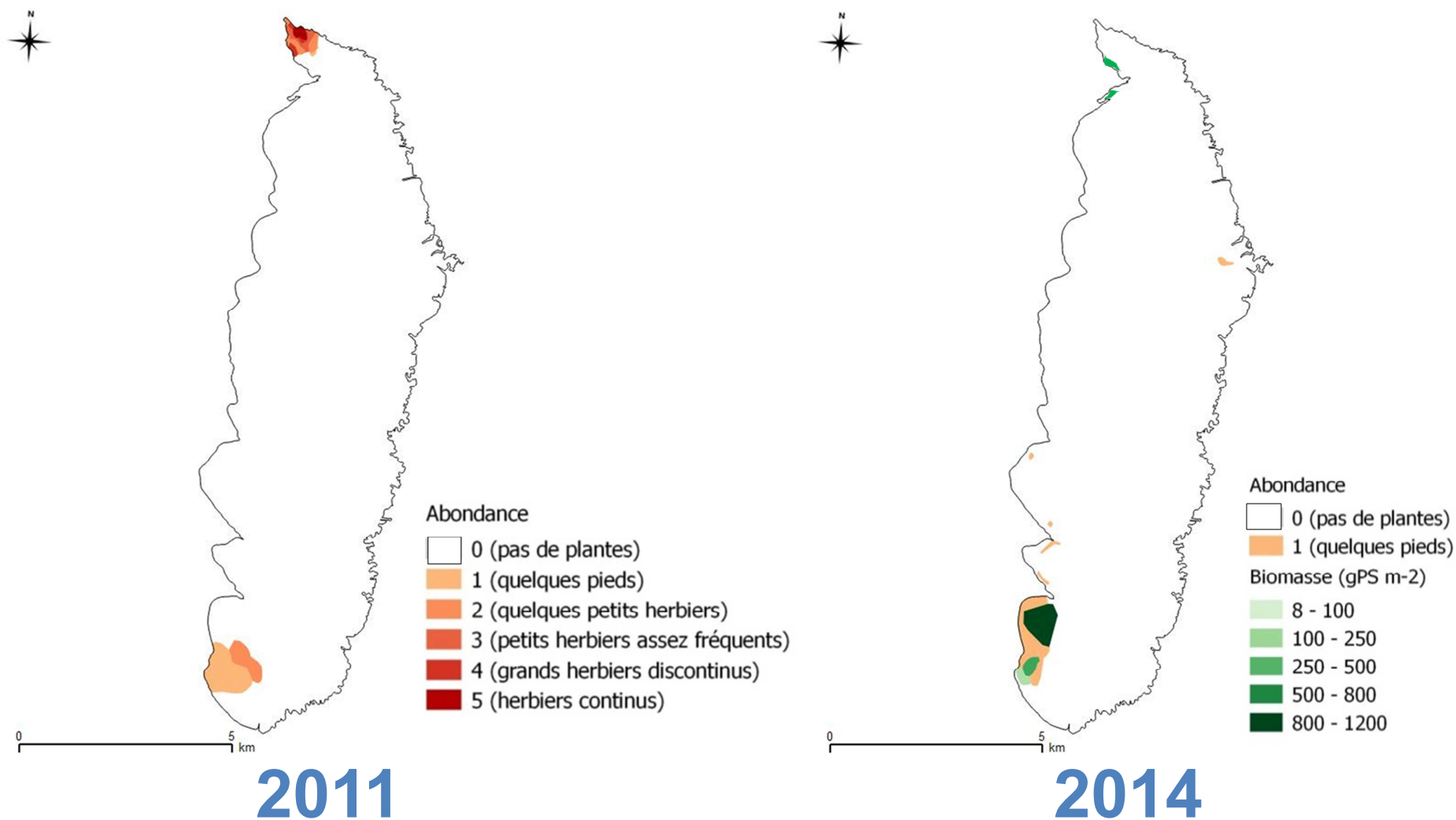


Figure 14 : Lac de Carcans-Hourtin : abondance et biomasse de *L. major* en 2011 et en 2014. Même si nous ne pouvons comparer les abondances relevées en 2011 et les biomasses mesurées en 2014, on peut affirmer en observant sa répartition que l'herbier dense situé au nord a disparu, alors qu'un nouveau s'est formé au sud-ouest.

Le tableau 5 présente les résultats issus de la mesure de la biomasse en poids sec et des mesures des longueurs des tiges, ainsi que les abondances relatives (proportion de biomasse de l'espèce considérée dans la biomasse totale du prélèvement) pour les deux espèces.

Tableau 5. Traits morphologiques des deux espèces d'hydrophytes caulescentes considérées dans cette étude.

Lac	Espèce		Biomasse gPS m ⁻²	Racines:Feuilles rapport	Longueur max tige cm	Abondance relative %
Lacanau	<i>L. major</i>	moy±ET	169.1±185.9	0.13±0.11	61.9±26.6	50.1±48.9
		min - max	(1.4-1059.6)	(0-0.5)	(10-180)	(0-100)
	<i>E. densa</i>	moy±ET	310.4±283.7	0.13±0.11	85.2±32.8	49.9±48.9
		min - max	(5.7-1145.9)	(0-0.5)	(8-192)	(0-100)
Carcans-Hourtin	<i>L. major</i>	moy±ET	148.8±102.3	0.01±0.01	71.5±27.0	100±0
		min - max	(87.7-374.9)	(0.01-0.02)	(32-148)	(100-100)
	<i>E. densa</i>	moy±ET	-	-	-	-
		min - max	-	-	-	-

On remarque que les deux espèces ont des caractéristiques morphologiques similaires et que, dans les herbiers mixtes, elles sont présentes dans la même proportion ; *E. densa* est généralement présente avec des biomasses beaucoup plus importantes que *L. major*. Les biomasses mesurées sont très élevées et représentent un potentiel élevé dans l'accumulation de matière organique sur le fond (Carvalho et al. 2005). Grâce aux biomasses mesurées et la cartographie réalisée avec l'échosondeur en 2014, on peut multiplier la surface d'une zone par la biomasse associée, et additionner toutes les biomasses des zones colonisées. Cette extrapolation permet d'estimer une biomasse totale en poids sec dans le lac de Lacanau de 417 tonnes de plantes (dont 350 tonnes d'*E. densa* et 67 tonnes de *L. major*). Ceci correspond à 165 tonnes de carbone fixées en biomasse, étant donné que le carbone représente environ 39.5% de la biomasse foliaire dans les deux espèces (Carvalho et al. 2005). De même, au niveau de la biomasse du lac de Lacanau, 15 tonnes d'azote sont fixées en biomasse, sachant que l'azote représente environ 3.5% de la biomasse d'*E. densa* (Pennington & Sytsma 2009). Pour le lac de Carcans-Hourtin, la biomasse totale estimée est de 135 tonnes de *L. major*, soit environ 53 tonnes de carbone et 5 tonnes d'azote fixées en biomasse.

3.3. Influence des herbiers d'exotiques sur la biogéochimie locale

3.3.1. Prélèvements jour/nuit et saisonniers

En raison de leur biomasse élevée dans la colonne d'eau, les hydrophytes caulescentes exotiques peuvent avoir un effet important sur la consommation d'oxygène, en favorisant les respirations anaérobiques dans le sédiment qui entraînent le rejet de nutriments tels que l'ammonium (NH₄⁺), le phosphate (PO₄³⁻) ainsi que du méthane (CH₄). L'étude de l'impact de la biomasse sur l'oxygénation, le rejet de gaz à effet de serre et de nutriments est donc fondamentale dans la gestion des hydrophytes envahissantes et dans la définition du

fonctionnement de l'écosystème lacustre. A cause de la faible profondeur des lacs aquitains, il est probable que la quantité de biomasse végétale, ainsi que l'agitation des eaux et le vent puissent jouer un rôle important dans la biogéochimie locale. Réciproquement, on peut supposer que la présence d'une couche épaisse de biomasse dans la colonne d'eau puisse engendrer une stagnation de l'eau dans certaines conditions. Pour vérifier ces hypothèses, on effectue des prélèvements directs dans la colonne d'eau de l'herbier : cette approche est préférable en présence de plantes à la tige longue comme les caulescentes. Cela fournit des informations simultanées à l'égard de la physiologie des plantes et de leurs interactions avec le sédiment et la colonne d'eau, en conditions de lumière et d'hydrodynamique naturelles.

Au cours des années 2013 et 2014, un total de 9 stations (3 herbiers, Figure 15) a été échantillonné. Les herbiers étudiés se trouvent dans les anses situées au sud-ouest du lac de Lacanau et sont constitués principalement par *E. densa* ; on y retrouve souvent du *L. major* aussi, mais en proportion mineure et généralement dans la partie extérieure de l'herbier, vers le large.

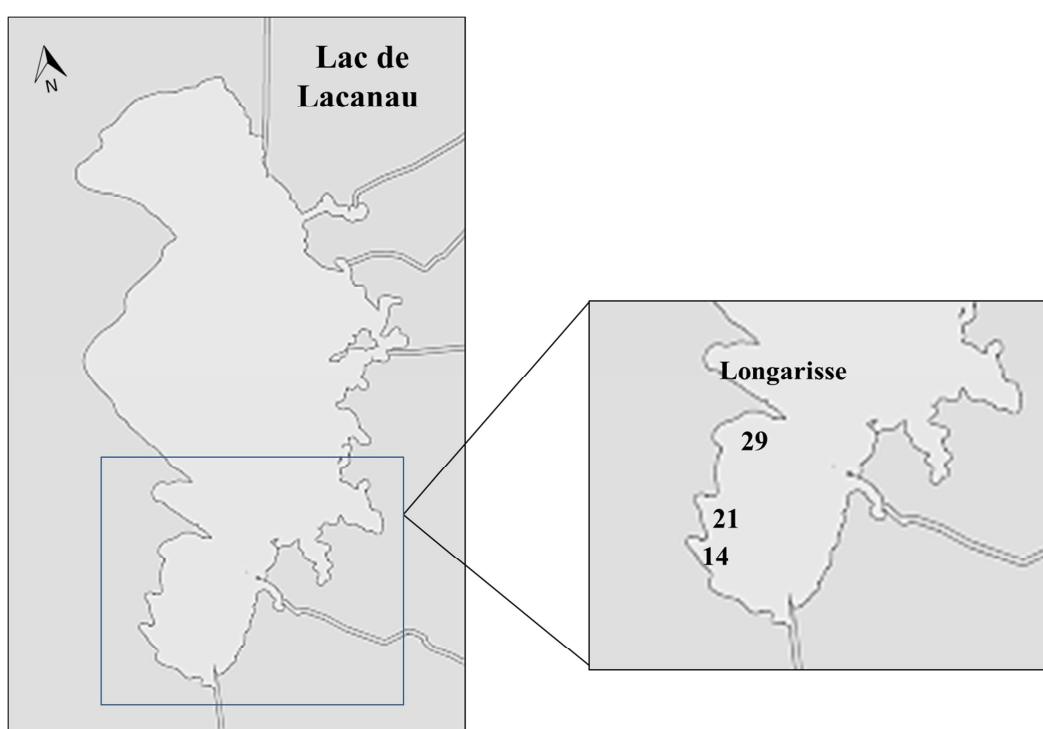


Figure 15. Emplacement des herbiers denses étudiés pour tester les effets de la présence des hydrophytes caulescentes exotiques sur les dynamiques de gaz (oxygène, carbone dissous et méthane) et nutriments (formes azotées et phosphatées) dans la colonne d'eau du lac de Lacanau.

Les prélèvements d'eau sont réalisés à l'aide d'un tuyau de prélèvement à deux sorties dont une est insérée dans l'herbier à une profondeur d'environ 30 cm du sédiment (fond), et l'autre se trouve à quelques centimètres sous la surface de la colonne d'eau (surface). L'extrémité du tuyau est connectée à une pompe péristaltique permettant d'assurer les prélèvements sans perturber la colonne d'eau (Figure 16). Les prélèvements ont été effectués deux fois pendant le jour et deux fois pendant la nuit sur des cycles de 24h (Figure 17) ; les cycles sont reproduits à différentes saisons (printemps, été, hiver) pour suivre le cycle végétatif des hydrophytes. Les échantillons d'eau sont analysés pour les gaz et les nutriments dissous (O_2 , DIC, CH_4 , DIN,

SRP) et reportés en concentration (μM ou mM) ou bien en saturation (%); l'expression des résultats en saturation permet de standardiser les concentrations des gaz par rapport à la température de l'eau afin de comparer les données aisément. En particulier, si un gaz a une saturation supérieure au 100%, il sera en excès dans l'eau et aura tendance à s'échapper vers l'atmosphère (c'est typiquement le cas du méthane qui est émis de la surface de l'eau vers l'atmosphère); inversement, une sous-saturation ($<100\%$) indiquera une consommation du gaz dans l'eau (c'est typiquement le cas de l'oxygène qui est consommé par la respiration dans la colonne d'eau).

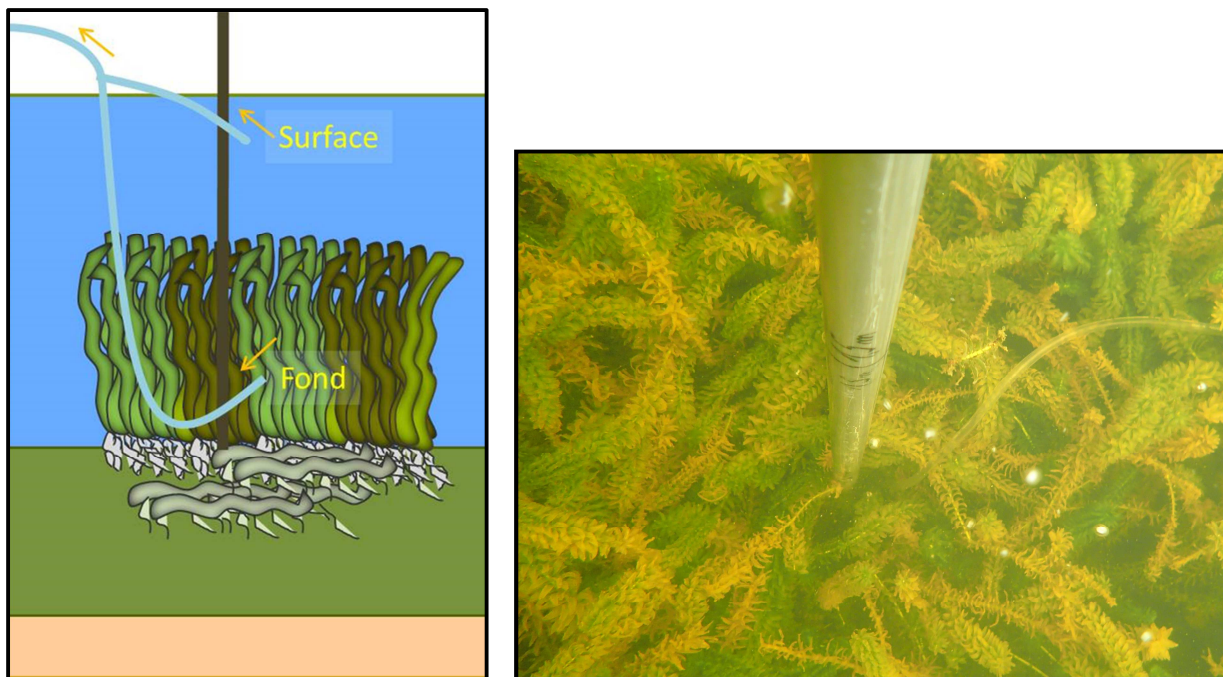


Figure 16 : A gauche : schéma de prélèvement au sein de l'herbier dense (fond) et la surface de la colonne d'eau (surface). A droite : tuyau de prélèvement inséré dans un herbier d'E. densa. Les plantes forment une couche épaisse de biomasse qui ne laisse pas pénétrer la lumière jusqu'au sédiment.



Figure 17 : Cycle de prélèvement jour/nuit au sein des herbiers denses d'hydrophytes caulescentes : les échantillons sont traités directement au moment du prélèvement pour être ensuite analysés en laboratoire.

3.3.2. Résultats et discussion

Les herbiers denses étudiés sont caractérisés par des valeurs de pH légèrement acides et des valeurs de carbone inorganique dissous élevées (Table 6). La concentration de nitrates est très variable et probablement dépendante du régime pluviométrique ; la concentration de phosphore réactif soluble (SRP) a été toujours sous la limite de détection. Les données collectées montrent comment l'oxygénation des herbiers denses des hydrophytes caulescentes est fortement influencée à la fois par la présence de cette plante et par l'hydrodynamisme local (Figure 18). Dans des milieux aquatiques peu profonds colonisés par des hydrophytes, on s'attend à mesurer des variations journalières régulières, c'est-à-dire une augmentation de la teneur d'oxygène pendant le jour générée par l'activité photosynthétique des plantes, et une baisse marquée pendant la nuit, au moment où la respiration des plantes s'ajoute à celle des hétérotrophes (Caraco & Cole 2002 ; Bolpagni et al. 2007). Nos hypothèses considéraient la possibilité que ces variations soient encore plus évidentes en présence d'une couche épaisse de biomasse. Cependant, les résultats obtenus pendant la période automnale et printanière sur 3 herbiers de Lacanau montrent que, dans nos conditions locales, les courbes de variation ne sont pas marquées et que, contrairement à ce que l'on attendait, dans plusieurs cas la colonne d'eau est bien agitée même en présence d'un herbier développé. Ces résultats pourraient être liés à une forte reoxygénation de l'eau due au vent ou bien à la présence de courants oxygénés submergés provenant du large du lac. Ce renouvellement d'eau ou d'oxygène atmosphérique contribue à maintenir la colonne d'eau près d'un niveau de saturation (100%) aussi pendant la nuit (herbier 21 et 29). Cela n'est pas le cas de l'herbier 14 où il semble avoir une stratification très importante de la colonne d'eau et où on assiste à une hypoxie qui perdure sur certaines stations même pendant la journée.

Tableau 6. Caractéristiques physico-chimiques de la colonne d'eau des herbiers denses étudiés. Toutes les valeurs sont reportées en moyenne et écart type, et sont obtenues à partir des valeurs mesurées pendant le jour et la nuit, à la surface et au fond, sur les trois stations.

Date	Herbier	Saison	Température °C	pH unités pH	O ₂ mM	DIC mM	CH ₄ μM	NO ₃ ⁻ μM	NH ₄ ⁺ μM	Azote total μM	Phosphore total μM
24-25/06/2013	14	Automne	20.9±0.4	6.6±0.2	0.17±0.07	1.10±0.25	14.73±15.67	2.1±1.2	6.5±7.9	-	-
17-18/03/2014	14	Printemps	14.0±1.1	6.6±0.2	0.19±0.10	1.11±0.61	33.84±49.49	46.9±20.1	11.1±6.4	73.3±22.1	2.6±2.5
30/09-01/10/2013	14	Eté	19.4±1.0	6.9±0.3	0.32±0.05	0.61±0.12	2.02±3.07	29.8±5.5	2.2±1.5	-	-
17-18/11/2014	21	Automne	12.4±0.9	6.9±0.3	0.23±0.05	0.73±0.19	4.35±2.51	-	4.6±1.5	81.7±14.0	9.1±6.6
31/03-01/04/2014	21	Printemps	15.3±0.7	6.5±0.2	0.21±0.04	0.85±0.18	1.17±0.81	36.3±2.5	2.9±1.2	60.8±12.8	1.9±0.2
29-30/09/2014	29	Automne	20.5±1.2	7.0±0.4	0.18±0.06	0.85±0.27	4.30±4.38	1.4±0.9	2.8±3.5	65.8±15.3	14.2±1.4
14-15/04/2014	29	Printemps	17.8±1.7	6.9±0.1	0.25±0.02	0.56±0.07	0.59±0.14	33.1±2.1	1.5±0.4	65.8±17.7	3.7±3.6

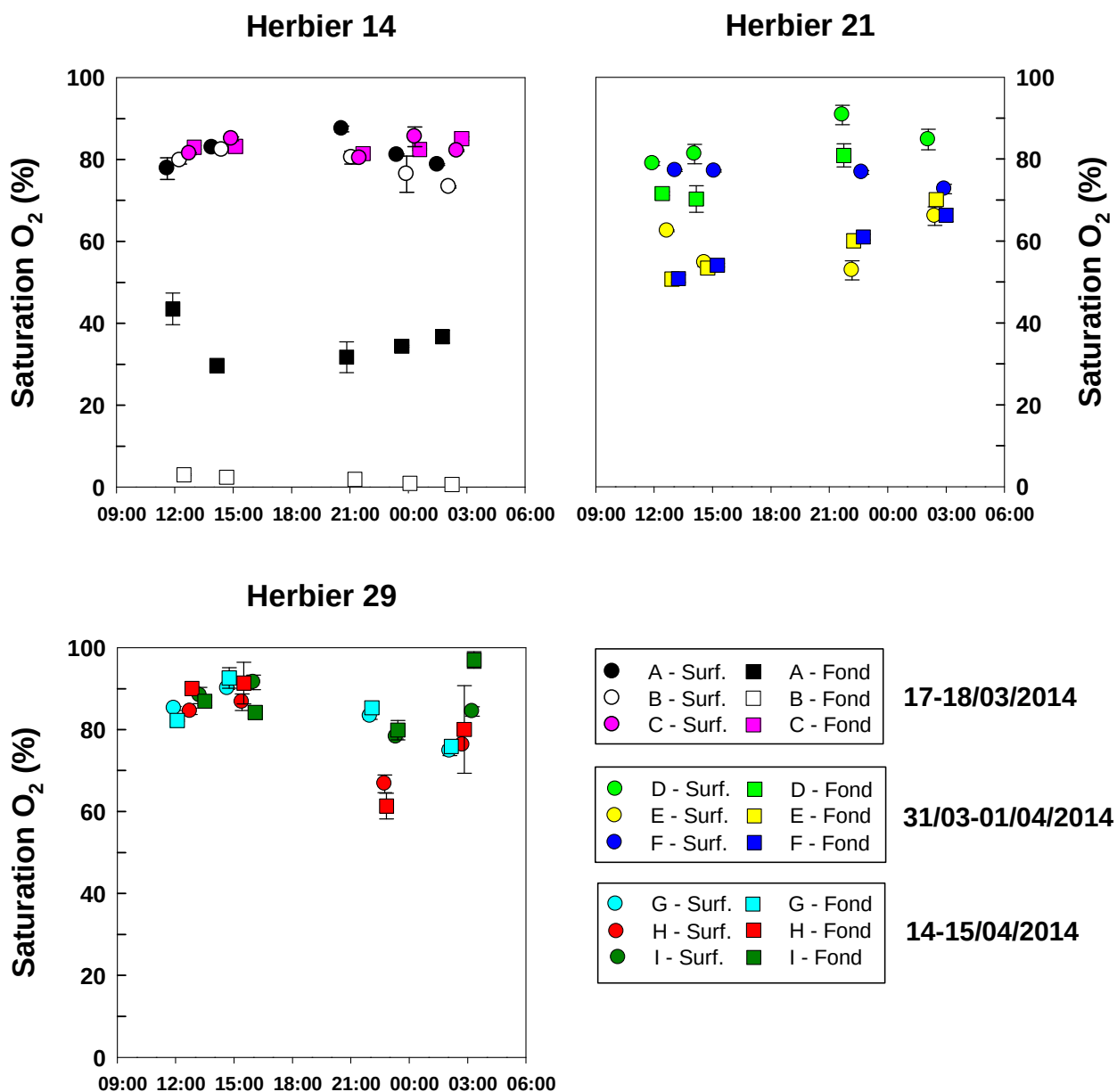


Figure 18 : Cycle de prélèvement jour/nuit effectué au printemps au sein des herbiers denses d'hydrophytes caulescentes du lac de Lacanau. Les résultats ici représentés concernent la saturation de l'oxygène dissous, mesurée en surface (ronds) et au fond (carrés) de trois stations de l'herbier.

Les résultats observés pour l'oxygène ne sont pas valides pour le pH, qui montre des variations journalières qui sont imputables à la fixation de carbone de la part des plantes (Figure 19). Il est possible de remarquer que l'augmentation du pH suite à la consommation de carbone inorganique est retardée par rapport aux horaires de majeur ensoleillement, car le système doit tamponner une grande quantité de dioxyde de carbone. En général, les plantes agissent sur le milieu à travers la fixation du carbone inorganique, mais, au même temps, la respiration par la composante hétérotrophe consomme des grandes quantités d'oxygène, ainsi qu'il est impossible d'observer des variations journalières régulières.

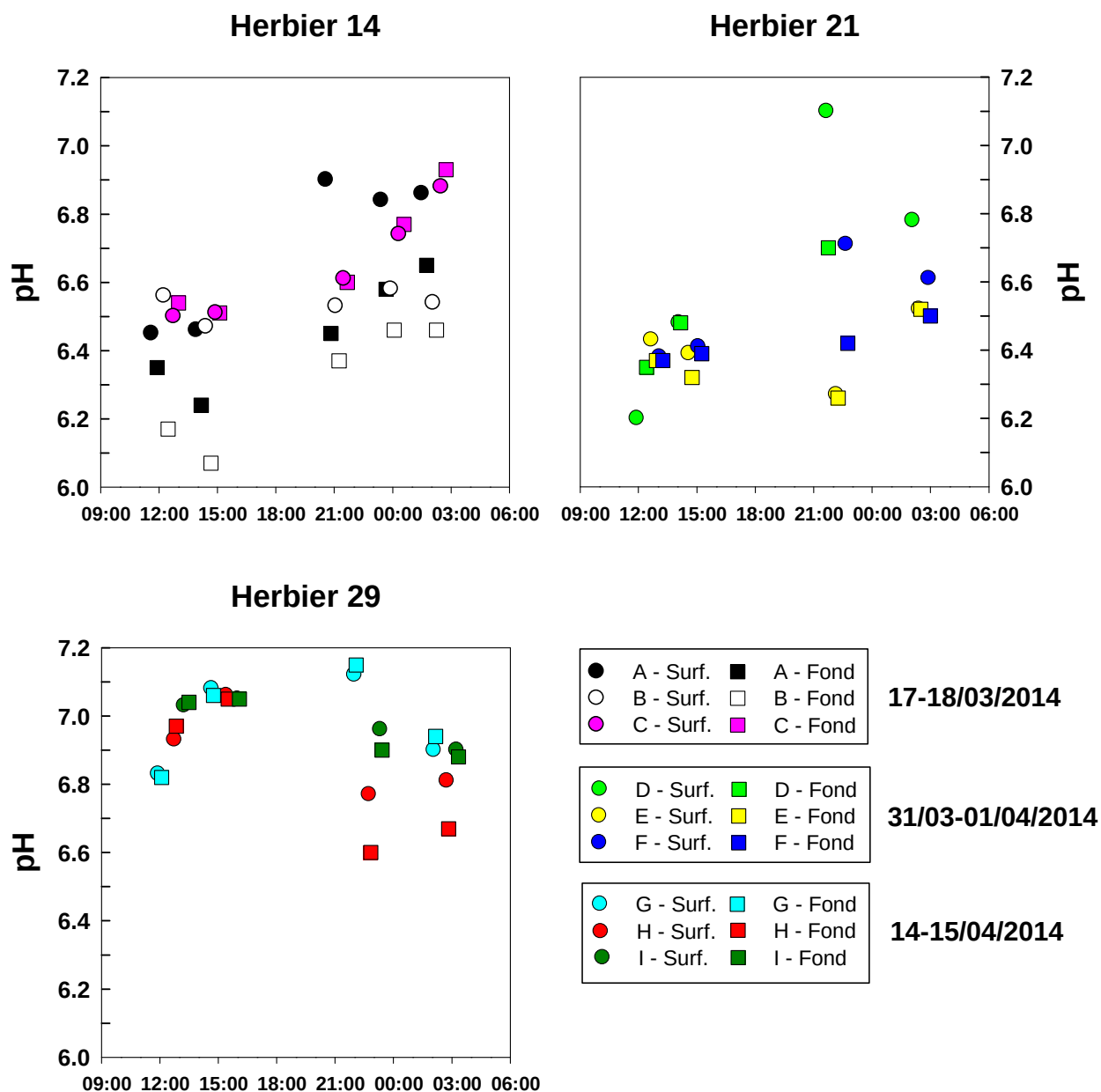


Figure 19 : Cycle de prélèvement jour/nuit effectué au printemps au sein des herbiers denses d'hydrophytes caulescentes du lac de Lacanau. Les résultats ici représentés concernent les valeurs de pH, mesurées en surface (ronds) et au fond (carrés) de trois stations de l'herbier.

Les conditions d'oxygénation influencent fortement, et sont influencées en même temps, par la typologie d'activité bactérienne. La dégradation de la matière organique consomme de l'oxygène dans le cas des respirations aérobies, et rejette de grandes quantités de méthane dans le cas des respirations anaérobies (Figure 20). En ce qui concerne le méthane, bien que de l'ordre de la micro-molaire, les concentrations mesurées sont très importantes si l'on considère que la valeur théorique de concentration du méthane devrait être de l'ordre du 0.0028 μM dans les conditions de température de nos expérimentations. Il s'agit donc d'une situation de sursaturation en méthane, qui pourrait induire une fuite de ce gaz vers l'atmosphère et donc contribuer à l'effet de serre.

De plus, une diminution de l'oxygène due aux respirations bactériennes peut favoriser d'autres processus anaérobies tels que l'ammonification (Figure 210). Cet ammonium rejeté dans l'eau est potentiellement favorable au développement ultérieur des macrophytes ou des microalgues ; même si l'ammonium est présent en faibles concentrations par rapport à des milieux eutrophes, il s'agit d'une situation à surveiller dans le cadre de l'évaluation du fonctionnement du système lacustre.

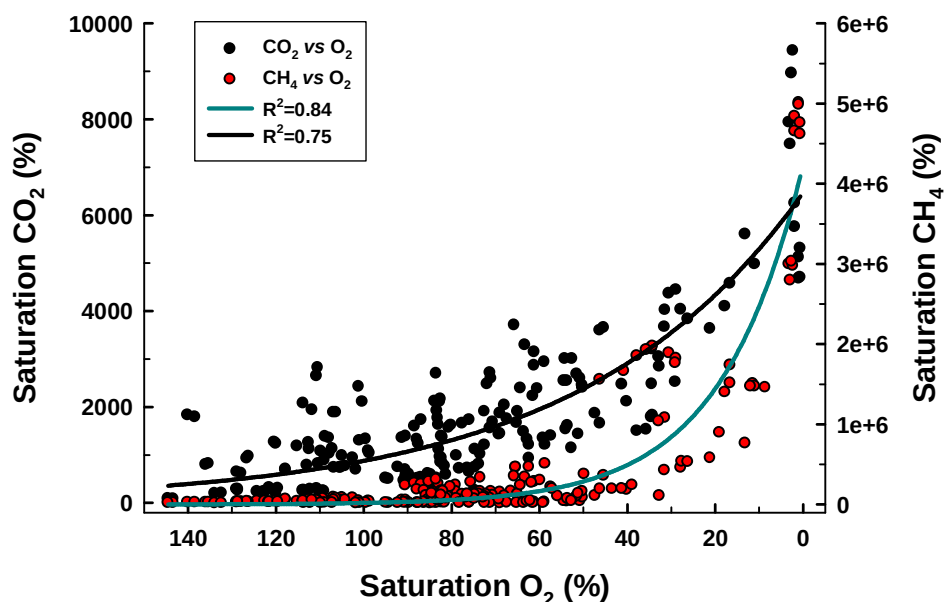


Figure 20 : Relation entre la quantité d'oxygène et la quantité de dioxyde de carbone et méthane mesurées pendant notre étude. A une diminution de l'oxygène correspond clairement une augmentation du rejet de carbone (sous forme de CO_2 et CH_4) dans l'eau.

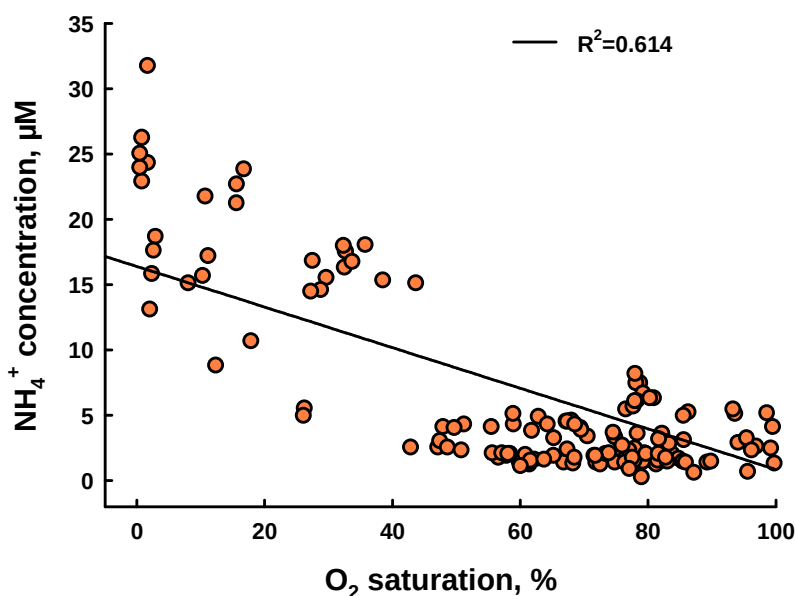


Figure 21 : Relation entre la quantité d'oxygène et la quantité d'ammonium mesurées pendant notre étude. A une diminution de l'oxygène correspond clairement une augmentation de la production d'ammonium.

Nos résultats montrent aussi que les différences entre surface et fond, c'est-à-dire la présence d'une colonne d'eau stratifiée, sont dépendantes du site d'échantillonnage et probablement des conditions locales d'hydrodynamique. Il est possible que les anses plus à l'abri du vent (herbier 14, par exemple) soient impactées davantage par la présence des plantes et par l'accumulation de débris au fond de la colonne d'eau (Figure 22). Dans l'ensemble il est important de remarquer que, même si les conditions d'oxygénation ne sont pas dangereuses (on a rarement mesuré des saturations d'oxygène <50%), ceci n'est pas attribuable à l'activité photosynthétique des plantes, mais plutôt à la diffusion d'oxygène atmosphérique ou bien aux courants submergés. En fait il n'est pas possible de mettre en évidence une différence significative entre mesures du jour et mesures de nuit. Il est possible que les mesures effectuées pendant l'été, où l'activité photosynthétique sera au maximum, permettent de mieux comprendre l'influence des plantes sur le métabolisme net du système.

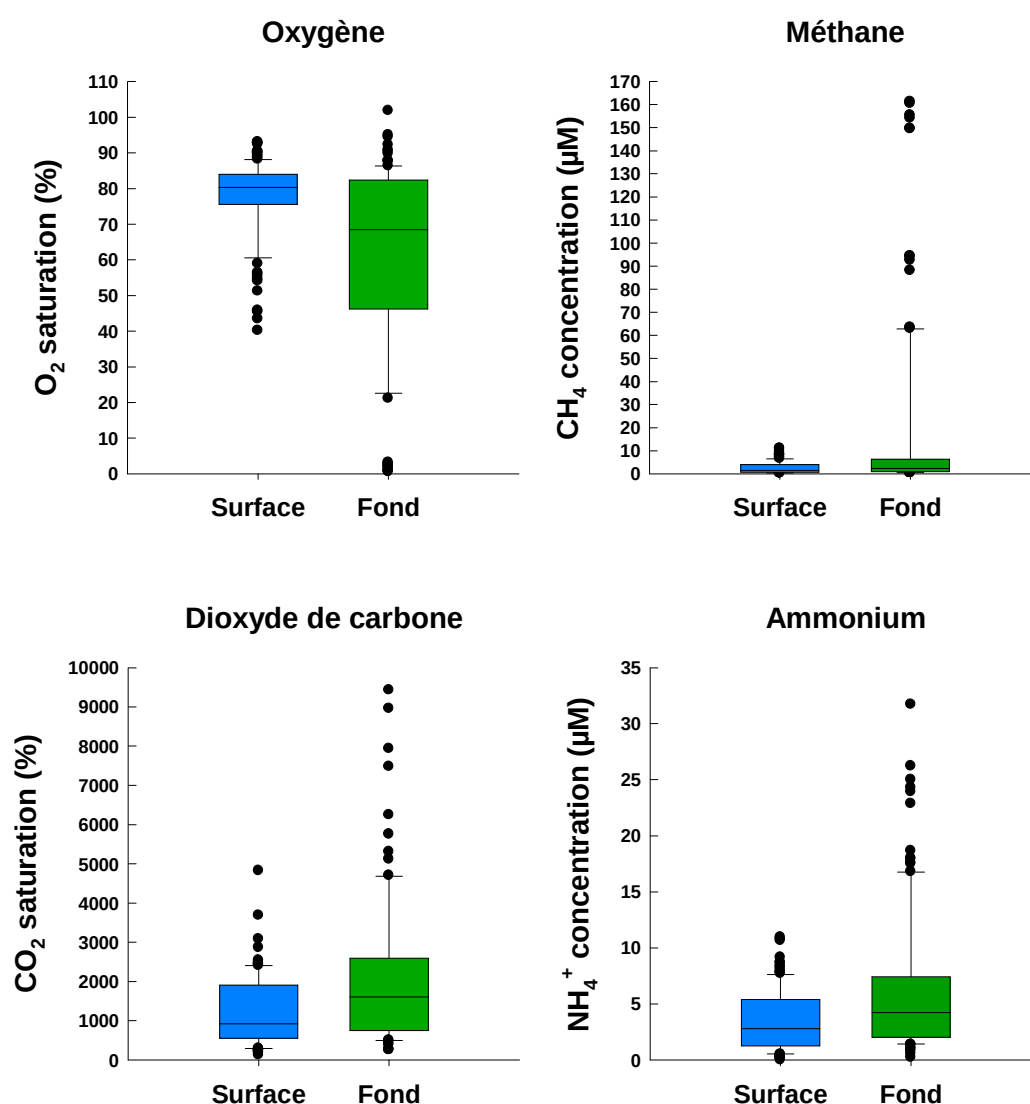


Figure 22 : Mesures d'oxygène, méthane, dioxyde de carbone et ammonium effectuées à la surface et au fond des herbiers denses d'hydrophytes exotiques dans le lac de Lacanau.

3.4. Caractéristiques sédimentaires des endroits colonisés

Dans le cadre de cette étude, il semblait important de vérifier quel était l'état de l'accumulation de la matière organique dans une typologie de lac à fond sableux comme les lacs aquitains. Dans notre hypothèse, il existe une relation entre l'agitation de l'eau, l'accumulation de matière organique sur le fond et la présence de certaines communautés des macrophytes. En particulier, on s'attend à mesurer des valeurs de matière organique plus élevées dans les secteurs les plus à l'abri du vent et de l'action des vagues ; ces zones étant colonisées de manière préférentielle par les hydrophytes caulescentes, il y aura une rétroaction positive sur l'accumulation de matière organique à cause de la présence d'une biomasse végétale importante. Au contraire, dans les zones les plus exposées au vent, là où les pelouses à isoétides semblent plus denses, l'agitation continue de l'eau et une faible production primaire engendreront des valeurs de matière organique plus faibles.

Les données obtenues le long de plusieurs prélèvements de sédiment ($n=77$) effectués au lac de Lacanau ont permis l'obtention d'une carte de distribution de la matière organique qui reflète nos hypothèses (Figure 23). Il semble que l'accumulation de débris végétaux sur le fond des anses colonisées engendre des conditions à caractère plus eutrophes qui dépassent largement celles reportées jusqu'ici dans la littérature (Bolpagni et al. 2007 ; Racchetti et al. 2010 ; Natchimuthu et al. 2014). La présence de cette couche de sédiment très organique est probablement à l'origine des processus de respiration très élevés mesurés pendant nos prélèvements. Il s'agit donc d'un phénomène à approfondir, notamment au niveau des taux de croissance et de dégradation de la litière de ces hydrophytes.

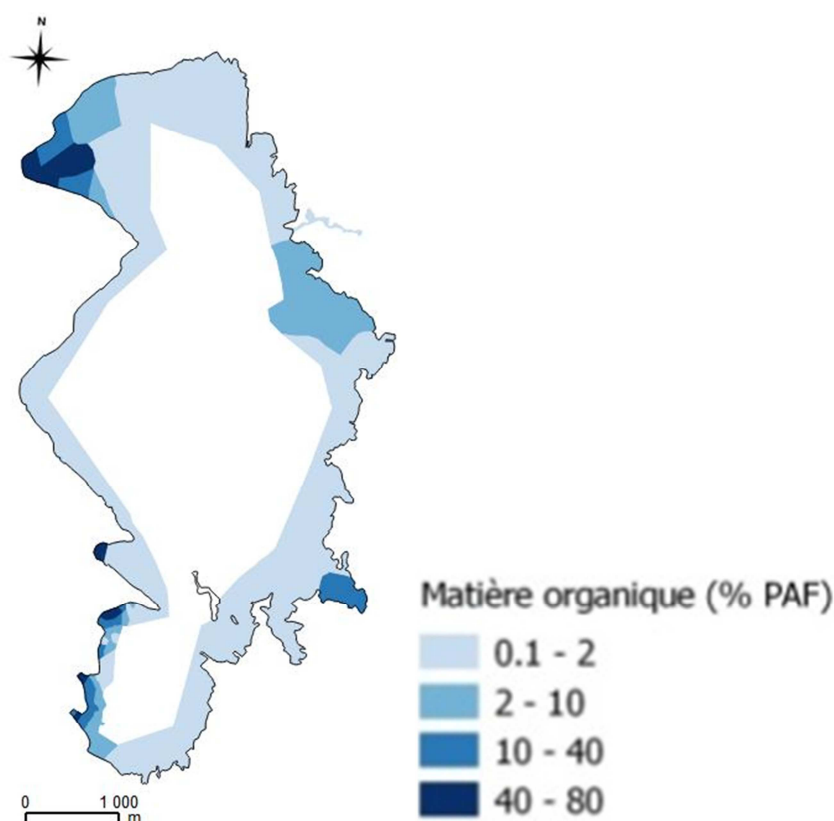


Figure 23 : Matière organique dans les sédiments superficiels du lac de Lacanau mesurée en 2013-2014.

4. DISCUSSION ET PERSPECTIVES

4.1. Les espèces patrimoniales

Les résultats de l'étude effectuée sur les isoétides ont montré que ces pelouses constituent un système qui fournit d'importants services écosystémiques, telles que l'oxygénation du sédiment et la rétention du méthane. Il s'agit de la première étude effectuée *in situ* confirmant celles réalisées en laboratoire, tout en ajoutant de l'information liée à la complexité des conditions en milieu naturel et aux dynamiques du méthane.

Les isoétides assimilent le carbone de la colonne d'eau et le séquestrent en biomasse ; en même temps, grâce à un système d'aération interne (*parenchyme*, Figure 24), transfèrent une quantité importante d'oxygène dans la colonne d'eau et dans le sédiment. L'oxygène transféré au sédiment a d'importantes fonctions de rétention des nutriments, comme par exemple la précipitation des phosphates avec le fer (Figure 24) et l'oxydation du méthane. Dans le cadre du réchauffement climatique, où les émissions des gaz à effet de serre jouent un rôle significatif, les isoétides constituent donc un hotspot à préserver.

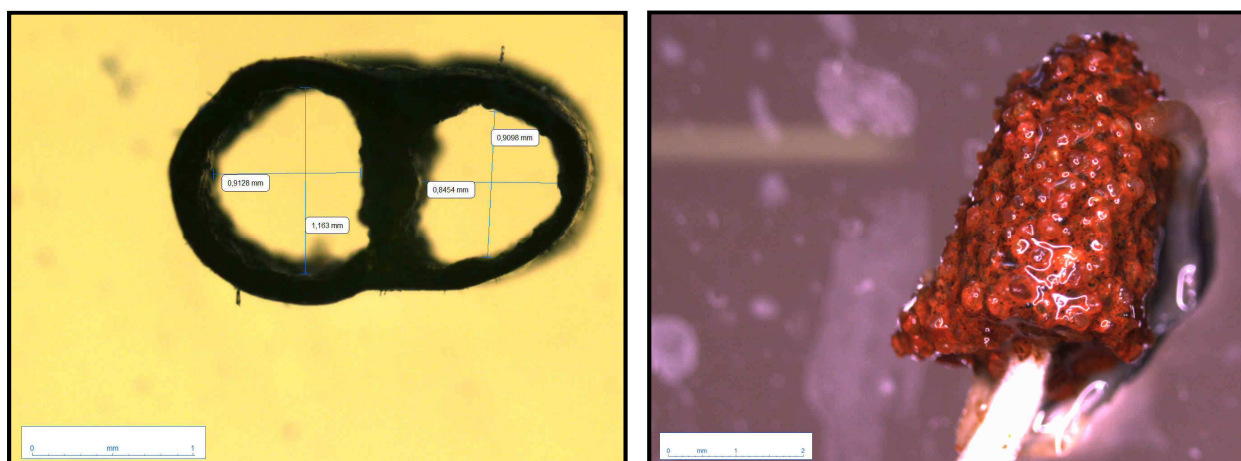


Figure 24 : A gauche : section de feuille de *L. dortmanna*. Il est visible un parenchyme bien développé à travers lequel l'oxygène est transféré au sédiment. A droite : concrétion au bout d'une racine de *L. dortmanna*. Ici le phosphore précipite avec les hydroxydes de fer.

Outre les indications précieuses qu'elles fournissent sur les équilibres biogéochimiques des lacs et les évolutions en cours, elles composent des habitats rares, voire endémiques à quelques plans d'eau, au sens de la Directive Habitat-Faune-Flore de 1992 (gazon amphibie à Scirpe piquant et Lobélie de Dortmann, gazon amphibie à Littorelle à une fleur et Faux Cresson de Thore). A partir des observations obtenues dans cette étude, il est possible de constater des tendances de distribution en fonction de l'enrichissement organique du sédiment : en particulier, il semble que la présence et l'abondance de *Lobelia dortmanna* et des characées diminuent dans les sites les plus organiques. On peut supposer qu'une sensibilité à l'enrichissement organique est accrue chez *Lobelia dortmanna* par rapport à *Juncus bulbosus*, qui semble par contre être stimulé dans ces conditions. Il est donc important de continuer à surveiller les effectifs de ces plantes ainsi que les conditions physiques et chimiques des biotopes nécessaires à leur survie. Le rôle des grands hélrophytes (phragmites, scirpes, etc.) dans la

présence et la densité de ces pelouses pourrait être approfondi, la présence d'isoétides à proximité ou dans les roselières ayant été régulièrement observée lors des différents suivis réalisés à ce jour. De plus, dans un objectif de conservation et de restauration de ces plantes patrimoniales, des expérimentations *in situ* pourraient être mises en œuvres afin d'étudier les possibilités de stabiliser les populations en place, voire de créer de nouvelles implantations dans des secteurs non colonisés mais où leur présence était avérée dans le passé (e.g. lac de Parentis-Biscarrosse). A titre d'exemple, des zones de protection (clôtures non permanentes dans des zones ouvertes ou au sein de roselières) pour éviter les arrachages, piétinement ou tout autre type de perturbations physiques sur les plantes, pourraient être mises en œuvre et suivies durant plusieurs mois, afin de vérifier quelles améliorations ce type de dispositif simple permettrait d'obtenir. De même, des aménagements tels que des dalles de stabilisation, des géogrilles, caillebotis, etc., dédiés à la stabilisation des populations en place et à leur développement, voire même des essais de germination, de culture et de replantation de certaines espèces, pourraient être envisagés.

Enfin, il nous semblerait intéressant de compléter l'analyse des flux de gaz et de nutriments et le rôle des macrophytes sur l'évolution du niveau trophique des lacs, par des incubations sur un groupe de plantes particulièrement sensibles à la dégradation de la qualité des eaux et dont les abondances sont relativement élevées dans les lacs et étangs aquitains : les algues characées. Ces algues sont d'excellents indicateurs de la qualité de l'eau, elles sont également connues pour leur rôle dans la transparence des eaux, la séquestration du carbone et des nutriments (Schneider et al. 2015), rôle qui serait intéressant de caractériser et de quantifier à l'échelle des lacs. Ceci permettrait d'élargir la démarche entamée avec les isoétides sur la compréhension du fonctionnement des lacs, à des plantes beaucoup plus fréquentes et abondantes que sont les characées.

4.2. Les espèces exotiques

Les différentes approches utilisées dans notre étude montrent que les hydrophytes caulescentes exotiques constituent un sujet controversé dans le contexte du fonctionnement des lacs aquitains. D'une part nos relevés ont montré que l'oxygénation des herbiers denses des hydrophytes caulescentes est fortement influencée à la fois par la présence de cette plante et par l'hydrodynamisme local. Contrairement à nos hypothèses initiales, on n'a pas mesuré des niveaux de sous-oxygénation pouvant constituer une menace pour la faune aquatique (Figure 25). Les résultats obtenus pendant la période automnale et printanière sur 3 herbiers de Lacanau montrent que, dans nos conditions locales, les variations journalières de l'oxygène et du pH ne sont pas particulièrement marquées et que, contrairement à ce qu'on attendait, dans plusieurs cas la colonne d'eau est bien agitée même en présence d'un herbier développé.

Au même temps, la persistance d'une couche épaisse de biomasse dans certaines anses, engendre des quantités de matière organique très importantes qui stimulent les processus de respiration et le rejet de dioxyde de carbone et méthane dans l'eau et possiblement dans l'atmosphère. Cette affirmation est faite sur la base des échantillonnages effectués pendant l'automne et le printemps et qui nécessitent des vérifications pendant la période estivale, quand les plantes sont à leur maximum de croissance et quand elles ont donc une meilleure performance dans la fixation du carbone.

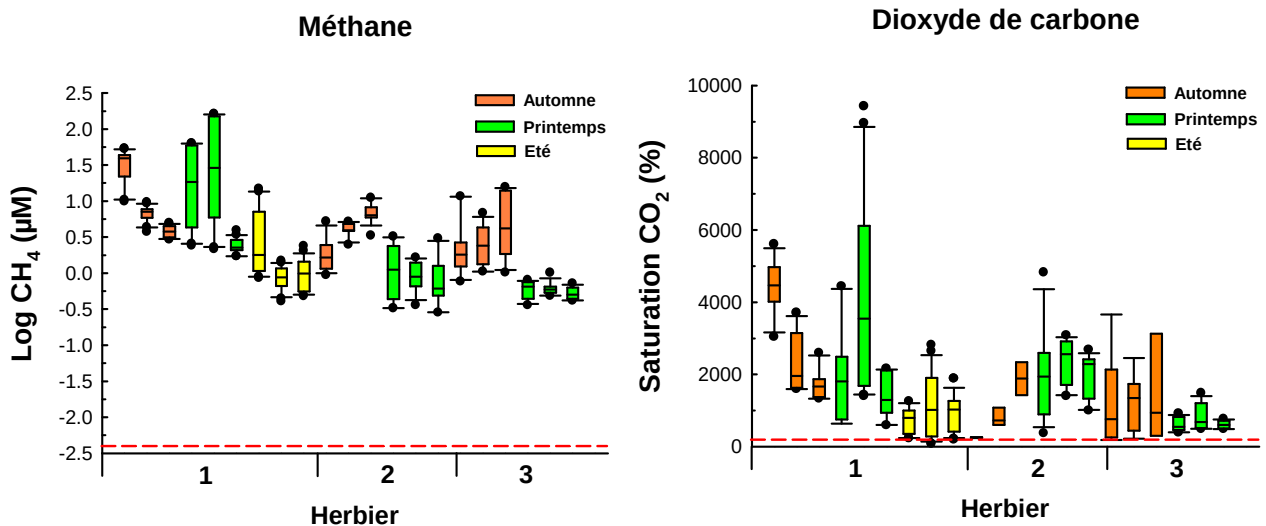


Figure 25 : Evolution saisonnière du méthane dissous (à gauche) et du dioxyde de carbone (à droite) dans les herbiers denses d'hydrophytes caulescentes exotique du lac de Lacanau. La ligne rouge indique le niveau de saturation théorique (100%) que le gaz devrait avoir par rapport à la température de l'eau. Il est possible d'observer une baisse des concentrations avec l'évolution de l'état végétatif des plantes. Cette hypothèse est à vérifier avec des ultérieurs échantillonnages effectués pendant l'été.

Une des perspectives envisageable serait de suivre l'oxygénation des herbiers d'une façon continue (par exemple, à l'aide des sondes laissées sur le terrain) et d'évaluer la fréquence et l'intensité des épisodes d'hypoxie. Il sera également important de chercher à estimer le taux de croissance et de dégradation du tissu végétal (par exemple, à l'aide des *litter bags*) pour comprendre si l'accumulation de matière organique sur le fond peut constituer un problème sur le long terme. A ce titre, des expérimentations *in situ* pourraient être mises en œuvres, tels que des décapages (arrachage de toutes les plantes) de zones colonisées par les hydrophytes caulescentes puis le suivi de la dynamique de recolonisation des zones traitées. L'introduction d'espèces indigènes (potamots, myriophylles, etc.) pourraient également être testée afin d'évaluer la compétition entres les espèces indigènes et exotiques dans la colonisation d'aires non végétalisées, mais également pour apprécier les possibilités d'amélioration de la diversité végétale locale dans ces sites aux richesses spécifiques très faibles.

Enfin, il est nécessaire de continuer à suivre l'évolution de la distribution des herbiers à l'échelle des plans d'eau telle que réalisée en 2011 et 2014 à l'aide d'un échosondeur, de manière à déterminer si la colonisation des plantes est stable, en phase de progression ou de régression.

BIBLIOGRAPHIE

- Arts GHP. 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalinisation. *Aquat Bot* 73:373-393
- Barko J.W. G.L. Godshalk V. Carter & N.B. Rybicki. 1988. Effects of Submersed Aquatic Macrophytes on Physical and Chemical Properties of Surrounding Water. Technical Report A-88-11, US Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS, 32p.
- Bertrin V., Lanoiselée C., Barbe J., Bonnard R., Philippe M., Dutartre A., Argillier, C. Guibert A. & Irz, P. 2007. Application de l'outil SEQ plans d'eau sur différents types de lacs situés dans la circonscription du district Adour-Garonne : Etang de Soustons (40), Lac de Cazaux-Sanguinet (33 / 40), Retenues de Miélan (32), Laouzas (81), Filleit (09). Cemagref.
- Bertrin V., A. Dutartre, A. Caro, S. Boutry, S. Moreira & G. Jan. 2012. Communautés végétales aquatiques des lacs médocains. Rapport Irstea, REBX, CARMA, 54p. + annexes.
- Bertrin V., Boutry S., Dutartre A., Jan G. & Moreira S. 2013. Structure et organisation spatiale des communautés de macrophytes aquatiques des lacs du littoral Aquitain. *Macrophytes !* , 28/05/2013-28/05/2013, Pessac, FRA, 2013, 18
- Bolpagni R, Pierobon E, Longhi D, Nizzoli D, Bartoli M, Tomaselli M, Viaroli P. 2007. Diurnal exchanges of CO₂ and CH₄ across the water-atmosphere interface in a water chestnut meadow (*Trapa natans* L.). *Aquat Bot* 87:43-48
- Boon PI, Sorrell BK. 1991. Biogeochemistry of billabong sediments. The effect of macrophytes. *Freshwat Biol* 26:209-226
- Camargo A.F.M., M.M. Pezzato, G.G. Henry-Silva & A.M. Assumpção. 2006. Primary production of *Utricularia foliosa* L., *Egeria densa* Planchon and *Cabomba furcata* Schult & Schuly.f from rivers of the coastal plain of the State of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia*, 570: p.35–39
- Caraco NF, Cole JJ. 2002. Contrasting impacts of a native and alien macrophyte on dissolved oxygen in a large river. *Ecol Appl* 5:1496-1509.
- Carvalho PI, Thomaz S.M., Bini L.M. 2005 Effects of temperature on decomposition of a potential nuisance species: the submerged aquatic macrophyte *Egeria najas* planchom (Hydrocharitaceae). *Braz. J. Biol.* <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842005000100008>
- Castagnos E. & Dutartre A. 2001. Evolutions récentes des peuplements de plantes aquatiques exotiques dans les lacs et les étangs landais (Landes, France). Cemagref
- Clément B. & Aidoud A. 2009. Resistance against eutrophication based on 40-year diachronic study (1966-2006) on marginal wetlands of oligotrophic shallow lakes in south-west of France. Rapport du projet europeen Eurolimpacs, 27p.
- Ciurli A., Zuccarini P., & Alpi A. 2009. Growth and nutrient absorption of two submerged aquatic macrophytes in mesocosms, for reinsertion in a eutrophicated shallow lake. *Wetlands Ecology and Management*, 17(2), 107-115
- De Winton M.A. & J.S. Clayton. 1996. The impact of invasive submerged weed species on seed banks in lake sediments. *Aquatic Botany*, 53: p.31-45
- Dutartre A & P. Capdevielle. 1982. Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le Sud-Ouest de la France. *Studies on Aquatic Vascular Plants*, 4p.
- Dutartre A., Delarche A. & Dulong, J. 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et des étangs landais. Cemagref
- Dutartre A. & Oyarzabal J. 1993. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. *Hydroécologie Appliquée* tome 5, 2: p.43–59

- Dutartre A., Leveau D. & Moreau A. 1997. Suivi du développement des plantes aquatiques exotiques : propositions d'interventions - Lac de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarosse : campagne 1997. Cemagref
- Dutartre A. 2002. Evolutions récentes des communautés végétales riveraines des lacs et étangs landais. Séminaire européen gestion et conservation des ceintures de végétation lacustre Life - nature programme Lac du Bourget, 23-24-25 octobre 2002; Le Bourget du Lac, Conservatoire du patrimoine naturel de la Savoie, 2002, 59-79
- Dutartre A. 2007. Plantes rares et protégées des plans d'eau aquitains. Adour Garonne, 12-14
- Dutartre A., Bertrin V., Jan G., Labrousse B., Lagrola M., Laplace-Treytore C., Mazzella N. & Moreira S. 2014. Système d'évaluation de la qualité (SEQ) Plans d'eau littoraux landais (2009-2010) : Synthèse globale des résultats. 120p
- Feijoó C.S. F.R. Momo C.A. Bonetto & N.M. Tur. 1996. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in pampasic stream. *Hydrobiologia*, 341: 21–26.
- Harlin M.M. 1995. Changes in major plant groups following nutrient enrichment. In *Eutrophic Shallow Estuaries and Lagoons*, McComb A.J. (ed.). CRC Press: Murdoch, Australia; 173-187.
- Haury J., S. Hudin R. Matrat L. Anras et al. 2010. Manuel de gestion des plantes exotiques envahissant les milieux aquatiques et les berges du bassin Loire-Bretagne. Fédération des conservatoires d'espaces naturels, 136p.
- Heilman M, Carlton RG. 2001. Methane oxidation associated with submerged vascular macrophytes and its impact on plant diffusive methane flux. *Biogeochem* 52:207–224
- Lachavanne J.B., Perfetta J. & Juge R. 1992. Influence of water eutrophication on the macrophytic vegetation of Lake Lugano. *Aquatic Sciences-Research Across Boundaries*, 54(3), 351-363.
- Martin G.D. & J.A. Coetzee. 2014. Competition between two aquatic macrophytes, *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae) and *Myriophyllum spicatum* Linnaeus (Haloragaceae) as influenced by substrate sediment and nutrients. *Aquatic Botany*. 11p.
- Mazzeo N., L. Rodrigues-G., C. Kruk, M. Meerhoff, J. Gorga, G. Lacerot, F. Quintans, M. Loureiro, D. Larrea, F. Garcia-R. 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506-509: 591–602
- Melzer A. 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia*, 395: 181–190
- Muller S. 1997. Synthèse bibliographique Biologie et écologie des espèces végétales proliférant en France. Les études des agences de l'eau, N°68.
- Murphy K. 2002. Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquat Bot* 73:287-324
- Natchimuthu S., B. Panneer Selvam & D. Bastviken. 2014. Influence of weather variables on methane and carbon dioxide flux from a shallow pond. *Biogeochemistry*. doi:10.1007/s10533-014-9976-z.
- Pennington T.G. & M.D. Sytsma. 2009. Seasonal Changes in Carbohydrate and Nitrogen Concentrations in Oregon and California Populations of Brazilian *Egeria* (*Egeria densa*). *Invasive Plant Science and Management*, 2(2): p.120–129.
- Pieczyńska E. 1993. Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: a review. *Hydrologia* 251: p.49–58.
- Pinardi M, Bartoli M, Longhi D, Marzocchi U, Laini A, Ribaud C, Viaroli P. 2009. Benthic metabolism and denitrification rates in a river reach: a comparison between vegetated and bare sediments. *J Limnol* 68:133–145

- Racchetti E, Bartoli M, Ribaud C, Longhi D, Brito EQL, Naldi M, Iacumin P, Viaroli P. 2010. Short term changes in pore water chemistry in river sediments during the early colonization by *Vallisneria spiralis*. *Hydrobiol* 652:127–137
- Ribaud C, Bartoli M, Racchetti E, Longhi D, Viaroli P. 2011. Seasonal fluxes of O₂, DIC and CH₄ in sediments with *Vallisneria spiralis*: indications for radial oxygen loss. *Aquat Bot* 94:134-142
- Ribaud C., M. Bartoli, D. Longhi, S. Castaldi, S.C. Neubauer, and P. Viaroli. 2012. CO₂ and CH₄ fluxes across a *Nuphar lutea* (L.) Sm. stand. *Journal of Limnology* 71(1): 200-210
- Ribaud C, Bertrin V, Dutartre A. 2014. Dissolved gas and nutrient dynamics within an *Egeria densa* Planch. bed. *Acta Bot Gallica* 161: 233-241
- Raspopov I.M., L. Adamec & Š. Husák. 2002. Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the Lake Ladoga, NW Russia. *Preslia, Praha* : 74: p.315–321.
- Roelofs JGM, Schuurkes JAAR, Smits AJM. 1984. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters. II. Experimental studies. *Aquat Bot* 18:389-411
- Sand-Jensen K. & Prahl C. 1982. Oxygen exchange with the lacunae and across the leaves and roots of the submerged vascular macrophyte *Lobelia dortmanna* L. *New Phytol* 91:103-120
- Sand-Jensen K., Borum J. & Binzer T. 2005. Oxygen stress and reduced growth of *Lobelia dortmanna* in sandy lake sediments subject to organic enrichment. *Freshwater Biology*, 50: 1034–1048. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01382.x
- Sand-Jensen K., Pedersen N.L., Thorsgaard I., Moeslund B., Borum J., & Brodersen K.P. 2008. 100 years of vegetation decline and recovery in Lake Fure, Denmark. *Journal of Ecology*, 96(2), 260-271
- Schneider S.C., García A., Martín-Closas C. & Chivas A.R. 2015. The role of charophytes (Charales) in past and present environments: An overview. *Aquatic Botany*, 120, Part A, 2-6
- Schuurkes JAAR, Kok CJ, den Hartog C. 1986. Ammonium and nitrate uptake by aquatic plants from poorly buffered and acidified waters. *Aquat Bot* 24:131-146
- Smolders A.J.P., Lucassen E.C.H.E.T. & Roelofs J.G.M. 2002. The isoetid environment: biogeochemistry and threats. *Aquatic Botany*, 73(4), 325-350
- Søndergaard M & Sand-Jensen K. 1979. Carbon uptake by leaves and roots of *Littorella uniflora* (L.) Aschers. *Aquat Bot* 6:1-12
- Spierenburg P., Lucassen E.C.H.E.T., Lotter A.F. & Roelofs J.G.M. 2009. Could rising aquatic carbon dioxide concentrations favour the invasion of elodeids in isoetid-dominated softwater lakes? *Freshwater Biology*, 54(9), 1819-1831
- Vanden Berghen C. 1968. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VI - La végétation de la rive orientale de l'étang de Lacanau (Gironde, France). *Bulletin du jardin botanique national de Belgique*, 38, 255-276
- Wium-Andersen S. 1971. Photosynthetic uptake of free CO₂ by the roots of *Lobelia dortmanna*. *Physiol Plant* 25:245-248
- Yoshida N, Iguchi H, Yurimoto H, Murakami A, Sakai Y. 2014. Aquatic plant surface as a niche for methanotrophs. *Front Microbiol* 5:30 doi: 10.3389/fmicb.2014.00030
- Yvon-Durocher G, Montoya JM, Woodward G, Jones JI, Trimmer M. 2011. Warming increases the proportion of primary production emitted as methane from freshwater mesocosms. *Glob Change Biol* 17:1225-1234